



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

ANA MARIA MOREIRA FERNANDES

**ESPÉCIES ARBÓREAS E SUAS RELAÇÕES COM VARIÁVEIS
CLIMÁTICAS SOB INFLUÊNCIA DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA NO SOLO DA
FLORESTA DE TERRA FIRME EM CAXIUANÃ, PARÁ, BRASIL**

BELÉM-PA
2020

ANA MARIA MOREIRA FERNANDES

**ESPÉCIES ARBÓREAS E SUAS RELAÇÕES COM VARIÁVEIS
CLIMÁTICAS SOB INFLUÊNCIA DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA NO SOLO DA
FLORESTA DE TERRA FIRME EM CAXIUANÃ, PARÁ, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências para a obtenção de grau de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

Linha de pesquisa: Ecossistemas amazônicos e dinâmica socioambiental.

Orientadora: Prof^a. Dra. Maria de Lourdes Pinheiro Ruivo.

Coorientador: Prof^o. Dr. Antônio Carlos Lola Costa.

BELÉM-PA
2020

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

F363e Fernandes, Ana Maria Moreira
 Espécies arbóreas e suas relações com variáveis climáticas sob
 influência de deficiência hídrica no solo da floresta de terra firme
 em Caxiuanã, Pará, Brasil / Ana Maria Moreira Fernandes. — 2020.
 111 f. : il. color.

 Orientador(a): Prof^a. Dra. Maria de Lourdes Pinheiro Ruivo
 Coorientador(a): Prof. Dr. Antônio Carlos Lola Costa
 Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Ciências
 Ambientais, Instituto de Geociências, Universidade Federal do
 Pará, Belém, 2020.

 1. Ecologia Florestal - Pará. 2. Deficiência hídrica no solo.
 3. Diversidade de comunidade. 4. Amazônia. I. Título.

CDD 577.3

ANA MARIA MOREIRA FERNANDES

**ESPÉCIES ARBÓREAS E SUAS RELAÇÕES COM VARIÁVEIS
CLIMÁTICAS SOB INFLUÊNCIA DE DEFICIÊNCIA HÍDRICA NO SOLO DA
FLORESTA DE TERRA FIRME EM CAXIUANÃ, PARÁ, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Pará em parceria com a Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária Amazônia Oriental e Museu Paraense Emílio Goeldi, como parte das exigências para a obtenção de grau de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Clima e Dinâmica Socioambiental na Amazônia.

Linha de pesquisa: Ecossistemas amazônicos e dinâmica socioambiental.

Data da defesa: 17/04/2020

Banca examinadora:

Maria de Lourdes Pinheiro Ruivo

Prof^ª. Maria de Lourdes Pinheiro Ruivo - Orientadora
Doutora em Agronomia
Museu Paraense Emílio Goeldi

Prof^º. José Henrique Catão - Membro Interno
Doutor em Agronomia
Universidade Federal do Pará

Mário Augusto Gonçalves Jardim
MCTIC - Museu Paraense Emílio Goeldi
SIAPE: 672.470-1

Prof^º. Mário Augusto Gonçalves Jardim - Membro Interno
Doutor em Ciências Biológicas
Museu Paraense Emílio Goeldi

Edson José Paulino da Rocha

Prof^º. Edson José Paulino da Rocha - Membro Interno
Doutor em Meteorologia
Universidade Federal do Pará

Rosecélia Moreira da Silva Castro

Prof^ª. Rosecélia Moreira da Silva Castro - Membro Externo
Doutora em Ciências Agrárias
Universidade da Amazônia

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus que me oportunizou em realizar este trabalho e me conduziu para que pudesse finalizá-lo. Em segundo lugar, aos meus pais que não mediram esforços para me proporcionar uma boa educação, sendo os responsáveis pela minha evolução profissional.

À minha orientadora Dra. Maria de Lourdes Pinheiro Ruivo, por ter confiado na minha pessoa e me recebendo de forma muito carinhosa. E que, por muitas vezes, me ajudava mesmo de longe, com suas energias positivas, contribuindo para seguir em frente mesmo diante das dificuldades.

À Secretaria Municipal de Meio Ambiente de Belém (Semma), por ter tido a sensibilidade de aceitar a flexibilização do meu horário de trabalho com as atividades de aula durante todo o período do doutorado. Agradeço especialmente a minha chefia imediata, na pessoa da senhora Lindomar, que me ajudou nessa jornada em conciliar concomitantemente o trabalho na Semma com as atividades do doutorado.

Na oportunidade, agradeço também ao professor Edson Rocha por ter sido importante para a realização desse trabalho ao sugerir a parceria com o professor Antônio Carlos Lola. Nesse sentido agradeço, imensamente, ao professor Lola por ter sido tão generoso e paciente comigo durante esse período.

Agradeço ao projeto ESECAFLOR/LBA pelo suporte logístico e disponibilidade de dados.

Agradeço também ao professor Cattanio pelas sugestões ao trabalho.

Na oportunidade, agradeço aos bibliotecários do Instituto de Geociências pelas últimas adequações deste trabalho aos padrões da ABNT.

E por fim, agradeço profundamente ao meu esposo, oferecendo-lhe essa conquista e por ser uma pessoa incrível, pois se fez presente o tempo inteiro, sem medir esforços para me ajudar nessa batalha, que foi árdua. Obrigada por tudo!

RESUMO

A intensidade e frequência das secas severas na região amazônica estão aumentando frente às mudanças climáticas globais e podem interferir no comportamento das plantas. Assim, esta tese analisou a composição florística, riqueza, diversidade e abundante distribuição de espécies e incremento diamétrico de grupos de espécies vegetais ao longo do tempo em áreas de floresta, sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo, relacionando também a dinâmica de crescimento de grupos de espécies com variáveis climáticas. Os dados foram coletados em 98 subparcelas na área A (sem exclusão hídrica) e em 98 subparcelas na área B (com exclusão hídrica), cada uma medindo 10 m x 10 m, nas quais foram inventariadas todas as espécies vegetais com o diâmetro à altura do peito ($DAP \geq 10$ cm). Na área sem exclusão hídrica e na área com exclusão hídrica foram monitorados 378 e 356 indivíduos vegetais, respectivamente, por meio de cintas dendométricas que permitiram aferir mensalmente o incremento diamétrico das espécies. As famílias Fabaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae foram as mais representativas nas áreas de estudo, com destaque para Fabaceae que apresentou maior riqueza. Na área A houve pequena variação da riqueza observada, sendo que a uniformidade da comunidade e o índice de diversidade mantiveram-se constantes, enquanto na área B a variação de riqueza foi maior, que pode ter contribuído para uma pequena mudança no índice de diversidade ao longo do tempo. Os melhores modelos ecológicos ajustados foram o Zipf e Zipf-Mandelbrot para a comunidade vegetal das áreas A e B, respectivamente. O comportamento do incremento médio diamétrico das árvores foi diferente entre as classes de diâmetro e entre as classes de densidade da madeira nas duas áreas analisadas. Nas áreas A e B observou-se que os indivíduos agrupados na classe alta de diâmetro inclinaram-se a apresentar uma média de incremento diamétrico anual maior em relação as outras classes diamétricas média e baixa, e, os indivíduos agrupados dentro da classes baixa e alta de densidade da madeira apresentaram o maior e menor valor de média de incremento anual, respectivamente. As variáveis meteorológicas, velocidade do vento e temperatura média, apresentaram correlações negativas e significativas com o incremento diamétrico mensal por classes de diâmetro e de densidade, já a radiação fotossintética ativa não apresentou correlação significativa. Considerando as árvores pertencentes a classe alta de diâmetro e as agrupadas dentro da classe baixa de densidade, uma vez que mesmo sendo submetidas ao déficit hídrico, continuaram a ter uma média maior com variação menor de incremento diamétrico em relação as outras classes, sendo possível inferir que são mais resistentes a deficiência hídrica que as árvores pertencentes a outras classes diamétricas e de densidade da madeira. Portanto, pode-se concluir que a floresta aparenta está bem estabelecida com elevada riqueza de espécies e diversidade, e, que a restrição hídrica no

solo ao longo do tempo de dez anos de estudo não foi suficiente para interferir no estado de conservação do ambiente de maneira tão expressiva.

Palavras-chave: Seca. Diversidade. Classe de diâmetro. Classe de densidade.

ABSTRACT

The intensity and frequency of severe droughts in the Amazon region are increasing due to global climate change and may intervene with botanical factors. Thus, this thesis analyzed the floristic composition, richness, diversity, and species' distribution abundance, besides diametric plant species group increase over time in forestry areas with and without water exclusion in the soil, also relating growth in groups' dynamics of species with climatic variables. Data were collected in 98 subplots in area A (without water exclusion) and in 98 subplots in area B (with water exclusion), each measuring 10 m x 10 m, in which all plant species with the diameter at breast height ($DBH \geq 10$ cm) were inventoried. In both areas, 378 and 356 plant individuals were monitored, respectively, through dendrometric bands that allowed the monthly increment diameter measure of species. The Fabaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae families were the most representative in the study areas, especially Fabaceae, which displayed the highest richness. A small variation was found in the observed richness in area A, and the community evenness and the diversity index remained constant, while in area B, the variation in richness was greater, which may have contributed to a small change in the diversity index over time. The best ecological models adjusted were Zipf and Zipf-Mandelbrot for areas A and B plant communities, respectively. The average diametric behavior increment of the trees was different between the diameter and the wood density classes in the two analyzed areas. In areas A and B, it was observed that individuals who grouped in the upper diameter class tended to have a higher average annual diameter increase compared to the other medium and low diameter classes, and individuals grouped within the low and high wood density classes' which presented the highest and lowest average annual increment value, respectively. The meteorological variables' wind speed and average temperature showed negative and significant correlations with the monthly diametric increase by diameter and density classes, whereas the active photosynthetic radiation did not present a significant correlation. Considering the high diameter class trees and those grouped within the low-density class since even being submitted to water deficit they continued to have a higher average with a smaller variation of diametric increase concerning the other classes, it is possible to infer that they are more resistant to water deficiency than trees belonging to other diametric and wood density classes. Therefore, it can be concluded that the forest appears to be well established, with high species richness and diversity, and that the water restriction in the soil over the time of ten years of study was not enough to interfere in the conservation status of the environment expressively.

Keywords: Drought. Diversity. Diameter class. Density class.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1- Perfis de diversidade para a área A durante o período de 2005 a 2015 usando a Série de Hill, na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde N_a = índice de diversidade de espécies para o parâmetro $a \geq 0$ e $a \neq 1$. Onde N_a = é a-ésima “ordem” de diversidade.....	38
Figura 2- Curva de estimativa de riqueza média acumulada de espécies para a área A produzidas por cinco estimadores não-paramétricos de riqueza (ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap) e riqueza média observada (Sobs) durante levantamento do ano de 2005 (A) até o levantamento final do ano de 2015 (B), na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	39
Figura 3- Curva dos cinco modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies para o período de 2005 a 2015 na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	40
Figura 4- Perfil de diversidade para a área B durante o período de 2005 a 2015 usando a Série de Hill, na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde N_a = índice de diversidade de espécies para o parâmetro $a \geq 0$ e $a \neq 1$. Onde N_a = é a-ésima “ordem” de diversidade.....	43
Figura 5- Curva de estimativa de riqueza média acumulada de espécies para a área B produzidas por cinco estimadores não-paramétricos de riqueza (ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap) e riqueza média observada (Sobs) durante levantamento do ano de 2005 (A) até o levantamento final do ano de 2015 (B), na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	46
Figura 6- Curva dos cinco modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies para o período de 2005 a 2015 na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	47
Figura 1- Comportamento mensal das variáveis climáticas durante o período de 2005 a 2008 nas áreas A e B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	76
Figura 2- Incremento médio mensal por classes de diâmetro durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	77
Figura 3- Regressão linear simples da média de incremento mensal por classes de diâmetros e variáveis climáticas na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde A e B (classe diamétrica baixa), C (classe diamétrica média) e D (classe diamétrica alta).....	78

Figura 4- Incremento médio mensal por classes de diâmetro durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	79
Figura 5- Incremento médio mensal por classes de densidade da madeira durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	80
Figura 6- Regressão linear simples da média de incremento mensal por classes de densidades e variáveis climáticas na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde A e B (classe de densidade baixa), C (classe de densidade média), D (classe de densidade alta) e E (classe de densidade alta).....	81
Figura 7- Incremento médio mensal por classes de densidade da madeira durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	82

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1- Equações dos modelos ecológicos aplicadas para a comunidade vegetal amostrada nas áreas A e B. Onde $\hat{a}_r$ = abundância esperada de espécie no rank r; S = número total de espécies na comunidade; N = número total de indivíduos; n_i = número de indivíduo da espécie i; Φ = função normal padrão; p_1 = proporção estimada das espécies mais abundantes; r = rank da espécie; α , μ , γ , β e c = parâmetros que são estimados para cada modelo.....34
- Tabela 2- Espécies mais abundantes da comunidade vegetal amostradas na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. As espécies estão organizadas em ordem alfabética seguidas de suas respectivas famílias botânicas, Grupos Ecológicos (GE) e o número de indivíduos registrados durante o período de estudo (2005-2015). Onde PI = pioneira; SI = secundária inicial; ST = secundária tardia e C = clímax.....36
- Tabela 3- Características da vegetação da área A no período de 2005 a 2015 da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ICE, Chao 2, Bootstrap, Jack 1 (Jackknife de primeira ordem) e Jack 2 (Jackknife de segunda ordem) são os estimadores de riqueza não-paramétricos; Sobs = riqueza observada; Sobs% = porcentagem da riqueza observada em relação à riqueza estimada de cada estimador; Sp.1 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em uma unidade amostral; Sp.2 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em duas unidades amostrais; Sp. rara (%) = percentual de espécies raras; H' = índice de diversidade de Shannon, J' = índice de equabilidade de Pielou e N = número de indivíduos.....37
- Tabela 4- Modelos ecológicos de distribuição de espécies testados para a área A entre o período de 2005 a 2015 da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde par (par1, par2 e par3) = parâmetro; M-1 = Null, M-2 = Preemption, M-3 = Lognormal, M-4 = Zipf, M-5 = Zipf-Mandelbrot; AIC = Critério de Informação Akaike e BIC = Critério de Informação de Bayesian.....41
- Tabela 5- Espécies mais abundantes da comunidade vegetal amostradas na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. As espécies estão organizadas em ordem alfabética seguidas de suas respectivas famílias botânicas, Grupos ecológicos (GE) e o número de indivíduos registrados durante o período de estudo (2005-2015). Onde PI = pioneira; SI = secundária inicial; ST = secundária tardia e C = clímax.....42

Tabela 6- Características da vegetação da área B no período de 2005 a 2015 da Floresta de Terra firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ICE, Chao 2, Bootstrap, Jack 1 (Jackknife de primeira ordem) e Jack 2 (Jackknife de segunda ordem) são os estimadores de riqueza não-paramétricos; Sobs = riqueza observada; Sobs% = porcentagem da riqueza observada em relação à riqueza estimada de cada estimador; Sp. 1 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em uma unidade amostral; Sp. 2 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em duas unidades amostrais; Sp. raras (%) = porcentagem de espécies raras; H' = índice de diversidade de Shannon; J' = índice de equabilidade de Pielou e N = número de indivíduos.....	44
Tabela 7- Modelos ecológicos de distribuição de espécies testados para a área B entre o período de 2005 a 2015 da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde par (par1, par2 e par3) = parâmetro; M-1 = Null, M-2 = Preemption, M-3 = Lognormal, M-4 = Zipf, M-5 = Zipf-Mandelbrot; AIC = Critérios de Informação de Akaike e BIC = Critérios de informação de Bayesian.....	45
Tabela 8- Mudança na riqueza e abundância de espécies do levantamento inicial no ano de 2005 até o levantamento final no ano de 2015 nas áreas de estudo da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	47
Tabela 9- Distribuição de riqueza das espécies pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímax durante 2005 a 2015 nas áreas A e B, da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde S = riqueza das espécies.....	48
Tabela 1- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de diâmetro durante os períodos de estudo na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ns indica um valor de p não significativo; e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.....	66
Tabela 2- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de diâmetros durante os períodos de estudo na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ns indica valor de p não significativo; e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.....	68
Tabela 3- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 378 indivíduos categorizados por classes diamétricas da área A durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	68
Tabela 4- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 356 indivíduos categorizados por classes diamétricas da área B durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	69

Tabela 5- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de densidades da madeira durante os períodos de estudo na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ns indica um valor de p não significativo; e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.....	70
Tabela 6- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de densidades da madeira durante os períodos de estudo na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ns indica um valor de p não significativo; e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.....	72
Tabela 7- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 345 indivíduos categorizados por classes de densidade da madeira da área A durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	74
Tabela 8- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 279 indivíduos categorizados por classes de densidade da madeira da área B durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.....	74
Tabela 9- Correlação do incremento médio mensal por classes de diâmetro com as variáveis climáticas durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ns é valor de p não significativo; e Par é a radiação fotossintética ativa.....	78
Tabela 10- Correlação do incremento médio mensal por classes de densidade com as variáveis climáticas durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde ns indica valor não significativo; e Par é a radiação fotossintética ativa.....	82

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1 INTRODUÇÃO GERAL	15
1.1 Referencial teórico	15
1.1.1 Florestas e déficit hídrico	15
1.1.2 Desenvolvimento e crescimento de plantas.....	19
1.1.3 Influência de variáveis que afetam a dinâmica de desenvolvimento dos ecossistemas...	20
1.2 Justificativa da pesquisa	23
1.3 Objetivos.....	23
1.3.1 Objetivo Geral	25
1.3.2 Objetivos Específicos	26
1.4 Estrutura da tese.....	26
CAPÍTULO 2 ESTUDO FLORÍSTICO DE ESPÉCIES AO LONGO DO PERÍODO DE 10 ANOS EM UMA FLORESTA PRIMÁRIA DE TERRA FIRME SUBMETIDA A ESTRESSE HÍDRICO	28
2.1 Introdução	30
2.2 Material e Métodos.....	31
2.2.1 Caracterização da área de estudo.....	31
2.2.2 Amostragem e coleta de dados	32
2.2.3 Análise dos dados	33
2.3 Resultados	35
2.3.1 Florística, riqueza e diversidade de espécies	35
2.3.2 Mudanças em grupos ecológicos.....	45
2.4 Discussão	49
2.4.1 Aspectos gerais de composição florística, riqueza e diversidade de espécies.....	49
2.4.2 Modelos de distribuição de abundância de espécies	51
2.4.3 Mudança de riqueza de espécies em grupos ecológicos.....	52
2.5 Conclusão	52
CAPÍTULO 3 INCREMENTO DIAMÉTRICO DE GRUPOS DE ESPÉCIES E A RELAÇÃO COM VARIÁVEIS CLIMÁTICAS EM UMA FLORESTA PRIMÁRIA DE TERRA FIRME EM CAXIUANÃ, PARÁ	59
3.1 Introdução	61
3.2 Material e Métodos.....	63
3.2.1 Caracterização da área de estudo.....	63

3.2.2 Amostragem e coleta de dados	63
3.2.3 Análise de dados	65
3.3 Resultados	65
3.3.1 Incremento diamétrico por classes de diâmetro	65
3.3.2 Incremento diamétrico por classes de densidade da madeira	69
3.3.3 Relações de incremento diamétrico mensal das classes de diâmetro e clima	74
3.3.4 Relações de incremento diamétrico mensal das classes de densidade da madeira e clima	77
3.4 Discussão	83
3.5 Conclusão	85
CAPÍTULO 4 CONCLUSÃO GERAL	90
4.1 Principais resultados	90
4.2 Principais conclusões	91
4.3 Considerações finais e perspectivas futuras	92
REFERÊNCIAS	94
APÊNDICE A	101
APÊNDICE B	105
APÊNDICE C	108
APÊNDICE D	109
APÊNDICE E	110
APÊNDICE F	111

CAPÍTULO 1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Referencial teórico

1.1.1 Florestas e deficit hídrico

Cerca de 1.770 milhões de hectares de florestas tropicais são encontrados atualmente no mundo inteiro (KEENAN, 2015) e elas são o lar de uma grande variedade de vida do que qualquer outro ambiente terrestre na Terra, abrigando pelo menos metade das espécies de plantas e animais vivos do Planeta (GROOMBRIDGE; JENKINS, 2002). Essas florestas fornecem diferentes serviços ecossistêmicos para as populações humanas em todo o mundo, como o fornecimento de água doce, a regulação do clima e o fornecimento de alimentos e plantas medicinais (BRANDO, 2014).

As florestas tropicais contêm a maior biodiversidade encontrada na terra (BRANDON, 2014), sendo esta definida como uma variedade de formas de vida em todos os níveis, que inclui desde microorganismos, flora, fauna silvestres e a espécie humana, os quais devem ser visualizados em seu conjunto estrutural e funcional dentro do contexto de ecossistema (ALHO, 2012).

De acordo com Clark et al. (2001), as florestas tropicais, indubitavelmente, são de grande importância no ciclo do carbono por apresentarem elevada produtividade primária líquida, oferecendo diversos serviços ecossistêmicos e com um papel fundamental na questão das mudanças climáticas, pois armazenam esse elemento químico através do processo fotossintético realizado pelas plantas. Por meio desse processo, as florestas absorvem o carbono da atmosfera na forma de gás e liberam o oxigênio, distribuindo posteriormente, esse carbono absorvido para todas as partes da planta (CAMPOS; HIGUCHI, 2009).

Segundo Cerri (2006b), a Floresta Amazônica no Brasil teria um potencial de sequestrar carbono da ordem de 421 a 470 Tg ano⁻¹, sendo que cerca de 30% (126 a 141 Tg ano⁻¹ de C) seria acumulado pelo solo, e os 70% restantes (295 a 329 Tg ano⁻¹ de C), através da absorção pela biomassa aérea das plantas.

Os ecossistemas florestais desempenham inúmeras funções relevantes, tais como: a mitigação do clima (temperatura e umidade); redução de enchentes e recarga para os rios; controle de erosão; melhoramento da qualidade da água no solo e no rio; atenuação da poluição atmosférica; fornecimento do oxigênio (O₂) e absorção do gás carbônico (CO₂) por meio do processo fotossintético realizado pelas plantas; prevenção contra ação do vento e ruídos;

recreação e educação; e, produção de biomassa para fornecimento de energia. Todas essas funções atuam simultaneamente sendo, a maioria, baseada na atividade biológica da própria floresta (KOBAYAMA, 2000).

Dentro desse contexto, ocorre que o funcionamento das florestas tropicais pode ser acometido por fatores naturais ou de ordem antrópica, influenciando no comportamento do ecossistema florestal. Deve-se levar em consideração a ocorrência natural de eventos cíclicos climáticos como os episódios de El Niño-Oscilação Sul (ENOS), que apresentam naturalmente uma variação temporal relativamente marcada, oferecendo ameaça ao funcionamento dos ecossistemas e a sobrevivência de populações humanas (CAI et al., 2014; HUNT; ELLIOT, 2002). Nas duas últimas décadas, três secas extremas foram registradas (2005, 2010 e 2015-2016) na região amazônica, as quais apresentaram sucessivos aumentos de intensidade.

De outro modo, somando-se a influência dos eventos cíclicos naturais sobre os ecossistemas, a ação antrópica sobre os recursos ambientais através do uso do fogo, provoca degradação da floresta que juntamente com a tendência de expansão de seca resultam em ameaça ao funcionamento dos serviços ecossistêmicos fornecidos pelas mesmas, tais como sequestro e estoque de carbono, evapotranspiração e manutenção da diversidade de espécies (MEIR et al., 2009).

A seca na natureza implica em diminuição de água no ambiente que corresponde a um dos elementos físicos mais importantes na composição da paisagem terrestre, interferindo na sobrevivência da fauna e flora (BALBINOT et al., 2008). Assim, considerando a importância da água na natureza, a compreensão do impacto da seca sobre os ecossistemas florestais na Amazônia é muito relevante para a gestão do futuro ambiental da região (DAVIDSON et al., 2012).

A água está presente nas plantas em abundância, sendo a precipitação a principal fonte, pois alcança árvores e garante a maior fonte de umidade do solo. Assim, quando o solo seca, a fotossíntese gradualmente vai diminuindo com o aumento da resistência nas plantas à fixação do CO₂ por causa do fechamento dos estômatos (SILVA et al., 2003), afetando desse modo a atividade fisiológica das plantas.

De acordo com Phillips et al. (2010), os impactos de um período de seca ultrapassam o período da estação em que ocorrem, podendo causar efeitos letais à comunidade vegetal por até dois anos após o evento, causando dessa maneira mudanças no funcionamento dos ecossistemas a longo prazo.

Recentes secas em grande escala na Amazônia têm demonstrado os severos impactos causados, incluindo alterações no sumidouro de carbono das florestas na região (LEWIS et al.,

2011; MEIR; WOODWARD, 2010; PHILLIPS et al., 1998; PHILLIPS et al., 2009a). Apesar de um número crescente de estudos nesta área, o conhecimento de como a floresta tropical responde à seca ainda é limitado. Na ausência de uma melhor compreensão ecológica, os modelos de resposta à seca continuarão com uma considerável incerteza (HUNTINGFORD et al., 2013).

O estresse hídrico provocado pelos períodos secos podem aumentar ao longo do século 21, criando um clima típico de florestas sazonais, associado a altas temperaturas, vulnerabilidade a incêndios e desflorestamento, podendo levar à diminuição da biomassa florestal suscetível ao fogo (MALHI et al., 2009).

Além disso, existe uma grande preocupação com os efeitos da seca na floresta tropical, uma vez que as taxas de aumento líquido da biomassa acima do solo estão diminuindo e a mortalidade das árvores está aumentando durante esses eventos (DOUGHTY et al., 2015; FELDPAUSCH et al., 2016; LEWIS et al., 2011; PHILLIPS et al., 2009a, PHILLIPS et al., 2010) a Floresta Amazônica gradualmente se transforma em uma fonte de carbono para a atmosfera (TIAN et al., 1998).

O conhecimento e o entendimento da complexa dinâmica que envolve as florestas tropicais iniciam-se pelo levantamento da composição florística. Os estudos sobre a avaliação das diversidades para recomposição de espécies existentes em uma área melhora não só a compreensão sobre a ecologia das florestas tropicais e sua resposta a distúrbios locais e regionais, mas também a capacidade de prever como as mudanças globais futuras podem influenciar alguns serviços vitais fornecidos por esses ecossistemas (FEELEY et al., 2011).

A dinâmica florestal consiste nos processos de mudança da composição estrutural e funcional das florestas ao longo do tempo (MOGNON et al., 2012), e essa dinâmica estrutural e florística é causada por diversos fatores que propiciam heterogeneidade ambiental no espaço e no tempo (NASCIMENTO, 2012), que incluem uma série de fatores ambientais e ecológicos associados às características ecofisiológicas das espécies (MACHADO, 2017).

Dentro desta complexidade a dinâmica no que tange ao crescimento de plantas, sofre influência de variáveis ambientais como precipitação, temperatura, luz, fatores edáficos e sob determinadas condições, um ou mais desses fatores podem prevalecer sobre os outros, influenciando de forma determinante os mecanismos que regulam o crescimento dos vegetais (IWASAKI-MAROCHI, 2007).

As altas temperaturas e o deficit hídrico durante a seca causam uma redução no desenvolvimento em diâmetro das árvores (BRANDO et al., 2008; WORBES, 1999;). A elevação da temperatura, mesmo em poucos graus (1° a 2° C), aumenta a respiração das plantas,

diminuindo o incremento em diâmetro e alterando a produtividade florestal (CLARK et al., 2003; CLARK et al., 2010; GLINIARS et al., 2013).

Além disso, o incremento diamétrico arbóreo pode variar entre uma espécie e outra, bem como dentro de uma espécie, dependendo do seu estado de desenvolvimento (CLARK, D. A; CLARK, D. B., 1994). Considerando as diferentes estratégias das espécies, mesmo sendo indivíduos de uma mesma espécie e o fato de que as mesmas não se comportam de forma semelhante em termos de crescimento, torna-se necessária a avaliação de seu crescimento (ANDRADE; HIGUCHI, 2009).

O conhecimento sobre o crescimento das árvores geram importantes informações sobre o desenvolvimento das populações vegetais, associado às interferências sofridas no ecossistema ao longo do tempo (CHAMBERS; HIGUCHI; SCHIMEL, 1998). Traços biológicos das árvores correlacionado à taxa potencial de crescimento como a área foliar específica, densidade da madeira e tamanho da árvore, também afetam os padrões de incremento do caule (MÉNDEZ, 2018). O incremento diamétrico depende do conteúdo de água das células do caule e do crescimento secundário do mesmo, o qual corresponde a divisão e engrossamento das células do meristema secundário (ZWEIFEL et al., 2016).

Sendo assim, existe uma relação direta entre o incremento diamétrico das árvores e o tamanho do diâmetro do tronco (CLARK, 1999). As árvores de 10-30 cm de DAP crescem em uma taxa menor e têm uma resposta menos sazonal em comparação com as árvores maiores ($\text{DBH} \geq 50 \text{ cm}$) que tiveram uma taxa de crescimento maior (SILVA et al., 2002; VIEIRA et al., 2004).

Por outro lado, existe uma relação inversa entre as taxas de crescimento do caule e a densidade da madeira (CHAVE et al., 2009). Árvores com baixa densidade da madeira tendem a ser caracterizadas por vasos maiores (MCCULLOH et al., 2011; POORTER et al., 2010) que contribuem para uma maior condutividade hidráulica (SPERRY et al., 2008), provocando um rápido crescimento, enquanto que as árvores de alta densidade da madeira tem características opostas.

Ademais, mudanças de crescimento do caule podem causar alterações na dinâmica e estrutura da comunidade (WAGNER et al., 2014) bem como nos ciclos atmosféricos e biogeoquímicos (MCMAHON et al., 2010). Assim, é de grande importância entender a resposta do crescimento do caule das árvores em florestas tropicais, em secas extremas, com variações sazonais do clima para contribuir nos modelos ecossistêmicos terrestres (POORTER et al., 2010) e previsão de respostas futuras frente às mudanças climáticas.

1.1.2 Desenvolvimento e crescimento de plantas

Nas plantas com sementes, a embriogênese é o processo onde ocorre a formação e desenvolvimento de um embrião a partir de um zigoto (HARADA; BELMONTE; KWONG, 2010), sendo responsável por iniciar o desenvolvimento vegetal. A embriogênese vegetal é um processo contínuo, diferentemente dos animais, sendo estabelecido o plano básico do corpo vegetal com a determinação dos meristemas que serão responsáveis pelo crescimento indeterminado da planta (FLOH; SANTOS; DEMARCO, 2015). A maioria das estruturas que compõem a planta adulta é gerada após a embriogênese através da atividade dos meristemas primários responsáveis pela formação dos órgãos e tecidos da planta adulta, sendo estes meristemas constituídos por células com características embrionárias que têm a capacidade de divisão, alongamento e diferenciação celular, levando desse modo ao crescimento e desenvolvimento do vegetal (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Dessa maneira, o crescimento do corpo vegetal envolve tanto a divisão celular quanto o aumento em tamanho das células, uma vez que em plantas adultas ocorre um imediato aumento de tamanho, ocorrido após as divisões das células meristemáticas para formar tecidos jovens, tais processos são os responsáveis pelo crescimento de regiões particulares da raiz, caule e folhas (TAIZ; ZEIGER, 2006).

Durante o desenvolvimento vegetativo, os meristemas axilares, da mesma forma que os meristemas apicais, iniciam a formação dos primórdios foliares, resultando nas gemas axilares responsáveis pela formação de ramos vegetativos e da inflorescência. Essas gemas ou ficam dormentes ou desenvolvem-se em ramos laterais, dependendo de sua posição ao longo do eixo do caule, do estágio de desenvolvimento da planta e de fatores ambientais (TAIZ et al., 2017).

A maioria das dicotiledôneas e as gimnospermas apresentam crescimento adicional em espessura, sendo poucas dicotiledôneas herbáceas que completam seu ciclo de vida apenas com o corpo primário, diferentemente das monocotiledôneas cuja maioria completam seu ciclo de vida apenas com o corpo primário. O crescimento em espessura, no vegetal, é decorrente da atividade do câmbio, sendo denominado de crescimento secundário (APPEZZATO-DAGLORIA; CARMELLO-GUERREIRO, 2006).

O incremento em plantas pode ser definido como o crescimento da árvore ou de um povoamento florestal em um determinado período, o qual pode ser obtido para as variáveis dendrométricas: diâmetro, altura, volume e área basal. Especificamente, o incremento diamétrico das espécies vegetais consiste no crescimento em diâmetro, o qual varia significativamente entre e dentro das espécies arbóreas e de acordo com a idade, estações do

ano e condições microclimáticas (ENCINAS; SILVA; PINTO, 2005). No que tange esse crescimento, muitas espécies de florestas tropicais apresentam comportamentos bastante diferenciados, estando sempre associados às respostas individuais de cada espécie, cada família ou até mesmo cada indivíduo observado (SILVA et al., 2003).

Nesse contexto, a água é necessária para o crescimento celular das plantas, principalmente na fase de alongamento celular, proporcionando o aumento das células e seu desenvolvimento durante a evolução vegetal (TAIZ; ZEIGER, 2013). Diante disso, a disponibilidade de água no solo é considerada como um dos principais fatores ambientais que afetam o crescimento das árvores tropicais, portanto, podendo ser um dos fatores mais significativos que limitam a produtividade de florestas tropicais quando há insuficiente disponibilidade hídrica no solo (WAGNER et al., 2012).

Por outro lado, as plantas que são expostas a situações de deficit hídrico exibem, frequentemente, estratégias de defesa para lidar com esse estresse, regulando seu metabolismo por meio de processos biológicos (CAMPELO et al., 2015). A estratégia de tolerância a escassez hídrica é um importante mecanismo de resistência das plantas que resulta em várias expressões de características morfológicas, fisiológicas e moleculares (área foliar, movimento estomático, expressão de genes e outras), que dependem da severidade da carência hídrica, da idade e das condições nutricionais da planta, do tipo de solo e da demanda evaporativa da atmosfera (MATOS et al., 2014).

A seca é considerada um estresse ambiental que, segundo Larcher (2006), é um estado em que a demanda de energia oriunda da planta para sua sobrevivência é maior que a produção, o que leva a uma desestabilização inicial das funções da mesma, seguida por uma normalização e indução dos processos fisiológicos de adaptação.

Assim, a baixa disponibilidade de água no solo é a principal causa da diminuição ou estancamento do incremento diamétrico da árvore, devido à necessidade de água nos processos biológicos, à exemplo do crescimento secundário (WAGNER et al., 2012).

1.1.3 Influência de variáveis que afetam a dinâmica de desenvolvimento dos ecossistemas

Uma característica fundamental dos ecossistemas é a dinâmica, a qual consiste em um mecanismo por meio do qual a floresta se mantém em equilíbrio, mantendo a sua estrutura e composição ao longo do tempo, em que a interação de vários processos em particular o crescimento, a mortalidade e a regeneração levam ao estado atual de um povoamento florestal (DAJOZ, 2006). Os processos da dinâmica florestal são responsáveis tanto pela mudança da

comunidade bem como pela modificação do espaço, e tais processos se manifestam pela extinção e imigração local de populações, assim como flutuações na abundância relativa de populações dentro da comunidade (MENDONÇA, 2003).

O crescimento e a produtividade final de um povoamento são diretamente influenciados pela capacidade genética das espécies e também pela interação com o ambiente, que correspondem aos fatores climáticos (temperatura, precipitação, vento e insolação), fatores do solo (características químicas, físicas e microorganismos), características topográficas (declividade, elevação) e competição (influência de outras árvores, vegetação rasteira e animais), e dentre estes, as condições climáticas são os fatores que mais apresentam variação durante o período de crescimento (BAMBERG, 2014; PIZATTO, 1999). Assim, para estabelecer medidas de conservação e proteção de ecossistemas tão complexos e heterogêneos como os da Amazônia, é preciso também entender como as plantas respondem aos fatores climáticos, edáficos e bióticos (SILVA et al., 2003).

Diante dessa complexidade na interação entre as espécies, há aquelas com propriedades elásticas que respondem fisiologicamente à variações climáticas e microclimáticas, e as espécies inelásticas que mantêm sempre o mesmo comportamento independente da variação microclimática e ambiental (SILVA et al., 2002). Segundo Gradis et al. (2010), para que se possa inferir o comportamento das plantas frente às mudanças climáticas globais, é necessário conhecer mais sobre como elas responderão ao aumento de temperatura e, também, às mudanças na disponibilidade hídrica.

De acordo com Landsberg (2003), a água é um dos fatores mais limitantes à produtividade florestal por controlar a abertura e o fechamento estomático, absorção de nutrientes do solo e por ser o meio onde ocorrem as reações químicas e bioquímicas da fotossíntese. Segundo Ferri (1979), as árvores crescem em diâmetro em larga escala em função dos fotoassimilados produzidos pela fotossíntese, sendo sensível às condições do meio e, especialmente, à disponibilidade hídrica.

O estudo de Almeida (2008) acerca do padrão de crescimento diamétrico de espécies e suas relações com a precipitação pluviométrica, indica relevante influência da sazonalidade das chuvas e mesmo considerada positiva e significativa, a correlação entre as variáveis em questão apresentou-se baixa, ou seja, os dois picos de incremento encontrados ocorreram nas épocas mais chuvosas.

Nesse sentido, o estresse hídrico por falta de água causa redução na produção de biomassa em espécies de rápido crescimento, enquanto ocorre maior produtividade nas regiões de maior precipitação (STAPE; BINKLEY; RYAN, 2004). A limitação de água reduz a

eficiência de conversão de energia solar em biomassa acima do solo ou reduz a quantidade de luz interceptada pela copa, devido à redução de área foliar, resultando em menor produtividade florestal (JARVIS; LEVERENZ, 1983). O menor crescimento de plantas observado nas regiões com maior restrição hídrica tem como principal mecanismo responsável o fechamento dos estômatos, que contribui para a manutenção da umidade com consequente redução na absorção de CO₂ (BLAKE; TSCHAPLINSKI, 1992).

Chagas et al. (2012) desenvolveram um estudo sobre restrição hídrica na floresta de Caxiuanã, localizada no Estado do Pará, e observaram que a redução da precipitação afetou significativamente árvores com diâmetro a altura do peito (DAP) acima de dez centímetros, cuja principal evidência é de que o efeito da exclusão de chuva provocou redução da área basal florestal, aumento na taxa de mortalidade das árvores e a consequente perda de biomassa vegetal.

O excesso ou a carência de água disponível no solo causa um decréscimo na taxa fotossintética, refletindo na diminuição do desenvolvimento das plantas (ZANON; FINGER, 2010). Segundo Porporato et al. (2001), a redução na precipitação pode tornar a decomposição lenta, diminuindo a disponibilidade dos nutrientes e limitando a assimilação de nutrientes para a planta crescer. De outro modo, plantas que vivem sob o excesso de água diminuem seu rendimento energético e crescimento, pois solos muito alagados apresentam condições anóxicas, limitando a respiração das raízes e a manutenção do fluxo energético nos tecidos (GRANDIS; GODOI; BUCKERIDGE, 2010).

Mudanças na disponibilidade hídrica do solo, causada pelo aumento da precipitação podem causar aumento no teor de água da árvore e desse modo, levar ao aumento repentino do diâmetro de árvores (BAKER et al., 2002). Por outro lado, Huete et al. (2006) mostraram que a Floresta Amazônica apresenta lançamento de novas folhas na época seca, o que confere alta taxa fotossintética.

As secas reduzem a produtividade e aumentam o risco de incêndio em florestas marginais, podendo alterar fortemente o balanço de carbono regional e, assim, acelerar mudanças climáticas (PHILLIPS et al., 2009b). Desse modo, a determinação de como a Floresta Amazônica reage às mudanças climáticas, por exemplo, com aumento na temperatura e redução da precipitação, é de fundamental importância para o entendimento de como esse ecossistema pode contribuir com o balanço global do carbono a partir de possíveis alterações ambientais (DIAS, 2009). Desse modo, estudos que avaliem o crescimento em diâmetro das árvores sob diferentes influências de variáveis ambientais são importantes para subsidiar tal entendimento em respeito ao comportamento de espécies vegetais.

Segundo Dias (2009), em seu estudo que avaliou a influência das variáveis meteorológicas - precipitação pluviométrica, temperatura e irradiância no crescimento em diâmetro de árvores de uma floresta primária de terra-firme da Amazônia Central - a pequena variação mensal da precipitação, irradiância e temperaturas média, máxima e mínima não influenciaram o incremento em diâmetro das árvores durante os dois anos do experimento.

O incremento diamétrico arbóreo pode variar entre e dentro de uma espécie, dependendo do seu estado ontogenético, e de acordo com a idade, estações do ano e condições microclimáticas (CLARK D. A.; CLARK D. B., 1994; HIGUSHI et al., 2003). Clark, D. A e Clark, D. B. (1999) mostraram haver uma dependência entre o tamanho da árvore e a taxa de crescimento. As espécies pioneiras cresceram mais rapidamente até alcançar DAP de 30 cm e as árvores pequenas, não pioneiras (com DAP menor do que 10 cm) cresceram lentamente.

Num experimento de sete anos Gliniars et al. (2013) observaram por meio de bandas dendrométricas uma relação entre temperatura máxima do ar e crescimento diamétrico arbóreo dentro das classes de tamanho. Os autores sugeriram que respostas de crescimento em diâmetro poderia ser um atributo inerente ao estágio sucessional das plantas.

Stark et al. (2012) levantaram a hipótese de que a estrutura do dossel em dois sítios distintos na Amazônia poderia controlar a variação na produtividade das florestas. Os resultados mostraram uma estreita relação entre o aumento de biomassa e disponibilidade de luz incidida no dossel. Desta forma, observa-se que a quantidade de luz incidente na copa das árvores pode ser um fator determinante no crescimento e dinâmica de uma floresta (KING et al., 2005).

1.2 Justificativa da pesquisa

A bacia amazônica abriga mais da metade do remanescente de florestas tropicais úmidas do planeta, mas ela pode estar ameaçada pelo mundo em aquecimento (GLOOR et al., 2013). Existem preocupações acerca da elevação da temperatura no planeta, a bacia amazônica por exemplo pode experimentar uma tendência de secagem, o que poderia levar a grandes perdas de cobertura das florestas tropicais e estoques de carbono (MALHI et al., 2009).

Diante do atual cenário de mudança no regime das chuvas e consequente aumento da intensidade, frequência e a duração das secas na região amazônica (GLOOR et al., 2015; SENEVIRATNE et al., 2012), o agravamento da situação pode ocorrer conforme a previsão de modelos climáticos (GLOOR et al., 2015; MARENGO et al., 2013), perdurando muitas incertezas quanto ao destino do funcionamento das florestas tropicais.

Os efeitos da seca na floresta tropical gera atenção e preocupação, uma vez que as taxas de aumento líquido da biomassa acima do solo estão diminuindo e a mortalidade das árvores aumentando (DOUGHTY et al., 2015; FELDPAUSCH et al., 2016; LEWIS et al., 2011), transformando de fonte sumidoura de carbono a uma possível fonte de carbono para a atmosfera, assim, afetando o equilíbrio ecológico do ecossistema e até a comunidade humana que dependem de habitats equilibrados e de seus recursos.

Muitos estudos têm mostrado as florestas tropicais como um sistema dinâmico e sensível à mudança climática (ENQUIST, 2002; HUNTINGFORD et al., 2013; LEWIS et al., 2011;). As variações climáticas, como períodos de seca, estão entre os principais fatores que provocam mudanças na composição e estrutura das florestas (QUIGLEY; PLATT, 2003) e essa baixa disponibilidade de água no solo é a principal causa da diminuição ou estancamento do incremento diamétrico das árvores, pois há a necessidade de água nos processos biológicos, afetando inclusive o crescimento secundário (WAGNER et al., 2012).

Os efeitos da seca sobre as florestas e as populações de árvores variam de acordo com a sensibilidade de cada uma delas (BARROS et al., 2019; NEWBERY; LINGENFELDER, 2008; PHILLIPS et al., 2009a;). As espécies com madeira de alta densidade podem ser mais resistentes aos efeitos da seca (PHILLIPS et al., 2010), e de acordo com Barros et al. (2019) as espécies dominantes de florestas sujeitas a elevada variabilidade hídrica apresentaram maior tolerância à seca em comparação com espécies de floresta que possuem característica de baixa variabilidade hídrica.

Ainda não se sabe qual é o real efeito das mudanças climáticas sobre a diversidade de plantas em florestas tropicais, mas é esperada redução na riqueza de espécies da comunidade arbórea (JENTSCH; KREYLING; BEIERKUHNLEIN, 2007; SMITH, 2011).

As árvores com baixa densidade da madeira tendem a ser caracterizadas por vasos maiores (MCCULLOH et al., 2011; POORTER et al., 2009) que contribuem para uma maior condutividade hidráulica, provocando um rápido crescimento (SPERRY; MEINZER; MCCULLOH, 2008), enquanto que as de alta densidade da madeira tem características opostas.

Estudos de longa duração são essenciais para verificar o efeito das mudanças climáticas e até mesmo da heterogeneidade ambiental sobre a dinâmica das florestas tropicais. No entanto, esses estudos são raros, porém foi instalado na Floresta Nacional de Caxiuanã no final de 2001 um estudo de longo prazo, o experimento ESECAFLOR - "O Impacto da Seca Prolongada nos Fluxos de Água e Dióxido de Carbono (CO₂) em uma Floresta Tropical Amazônica", que foi pensado com o intuito de induzir artificialmente a seca na floresta semelhante a um evento de El Niño a fim de avaliar o seu impacto sobre a floresta.

Com base nesse experimento supracitado que esta tese foi pensada e estruturada, para avaliar respostas da floresta diante da seca prolongada em termos de composição florística e a estrutura de comunidades vegetais durante um período de 10 anos (2005 a 2015) e em relação ao incremento diamétrico de espécies vegetais agrupadas em classe diamétricas e de densidades da madeira durante o período de 2005 a 2008 em duas áreas de floresta de terra firme, com e sem a deficiência hídrica no solo, na Floresta Nacional de Caxiuanã, além de verificar também a correlação existente do incremento diamétrico de grupos de espécies com as variáveis meteorológicas temperatura média, velocidade do vento e radiação fotossintética ativa.

Diante do exposto, este trabalho busca responder as seguintes questões: i) Como a composição florística, riqueza, diversidade e distribuição de abundância das espécies vegetais se comportaram durante o período de estudo em áreas de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo? ii) Qual a contribuição da riqueza classificada em grupos ecológicos durante o período de estudo em área de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo? iii) Qual foi a dinâmica de variação de incremento diamétrico de espécies agrupadas em classes de diâmetros e classes de densidade da madeira durante o período de estudo em áreas de uma floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo? iv) Como o incremento diamétrico das espécies agrupadas em classes de diâmetros e classes de densidade da madeira responderam às variáveis meteorológicas ao longo do tempo de estudo? A fim de responder a essas questões, espera-se que o déficit hídrico possa afetar negativamente a floresta em termos de composição florística, riqueza, diversidade, padrões de distribuição de abundância de espécies, e que os grupos de espécies aqui estudados respondam de maneira diferente em termos de crescimento diamétrico ao longo do tempo.

Essas questões serviram de base para a elaboração dos seguintes objetivos da tese, que são:

1.3 Objetivos

1.3.1 Objetivo Geral

Analisar a composição florística, estrutura de comunidades vegetais e incremento diamétrico de grupos de espécies vegetais ao longo do tempo em áreas de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo.

1.3.2 Objetivos Específicos

Objetivo I: Mensurar a riqueza, distribuição de abundância e diversidade de espécies e avaliar o comportamento de grupos de espécies em áreas de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo.

Objetivo II: Mensurar o incremento diamétrico de espécies agrupadas em classes de diâmetros e classes de densidade da madeira em áreas de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo.

Objetivo III: Correlacionar as variáveis meteorológicas temperatura média, velocidade do vento e radiação fotossintética ativa com o incremento diamétrico das espécies agrupadas em classes de diâmetros e classes de densidades da madeira em áreas de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo.

1.4 Estrutura da tese

A estrutura da tese foi organizada em quatro capítulos.

Dessa forma, o primeiro capítulo desta tese corresponde à introdução geral com o referencial teórico que faz a apresentação do tema e da justificativa da pesquisa, colocando em evidência a sua importância e a problemática do estudo em questão, que faz referência ao papel das florestas como fornecedora de serviços ecossistêmicos e a influência de fatores externos sobre elas através de mudanças climáticas, sinalizando o contexto no qual as florestas podem responder às possíveis alterações ambientais em se tratando de dinâmica de crescimento e estrutura de comunidades vegetais nas florestas tropicais. Ademais, este capítulo delimita o objetivo geral da pesquisa que consistiu em analisar a composição florística, estrutura de comunidades vegetais e incremento diamétrico de grupos de espécies vegetais ao longo do tempo em área de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo, além de verificar também a correlação existente do incremento diamétrico de grupos de espécies com as variáveis meteorológicas temperatura média, velocidade do vento e radiação fotossintética ativa.

O segundo capítulo faz uma abordagem da composição florística das áreas de estudo juntamente com a análise da riqueza, diversidade e distribuição de abundância de espécies ao longo do tempo de estudo, avaliando a dinâmica da floresta na área sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo, além de comparar as possíveis mudanças em termos de grupos

ecológicos ao longo do tempo e assim criando subsídios para inferir sobre o estado de conservação e estágio sucessional em que a floresta, porventura, se encontre.

O terceiro capítulo investiga sobre a dinâmica de incremento diamétrico de espécies agrupadas em classes de diâmetro e classes de densidade da madeira ao longo do tempo, mostrando como os diferentes grupos de espécies reagem às variáveis meteorológicas de temperatura média, radiação fotossintética ativa e velocidade do vento em área de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo.

O quarto capítulo integra os principais resultados e as conclusões desta tese, fornecendo informações importantes acerca dos principais resultados de forma integrada e suas implicações e perspectivas futuras das conclusões deste trabalho.

CAPÍTULO 2 ESTUDO FLORÍSTICO DE ESPÉCIES AO LONGO DO PERÍODO DE 10 ANOS EM UMA FLORESTA PRIMÁRIA DE TERRA FIRME SUBMETIDA A ESTRESSE HÍDRICO²

RESUMO

Os estudos de composição florística oferecem subsídios para a compreensão de estrutura e dinâmica das comunidades vegetais, parâmetros fundamentais para o seu manejo e conservação. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar a composição florística, riqueza, diversidade e modelos de abundância de espécies durante um período de 10 anos (2005 a 2015) em duas áreas de floresta de terra firme, com e sem a deficiência hídrica no solo. Os dados foram coletados em 98 subparcelas na área A (sem exclusão hídrica) e em 98 subparcelas na área B (com exclusão hídrica), cada uma medindo 10 m x 10 m, nas quais todas as espécies vegetais com o diâmetro à altura do peito ($DAP \geq 10$ cm) foram inventariadas. As famílias Fabaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae foram as que tiveram notável representatividade nas áreas de estudo, com destaque para Fabaceae que apresentou maior riqueza. Na área A houve pequena variação da riqueza observada, mantendo-se constante a uniformidade da comunidade e o índice de diversidade, enquanto que na área B a variação de riqueza foi maior, o que pode ter contribuído para uma pequena mudança no índice de diversidade ao longo do tempo. Os melhores modelos ecológicos ajustados foram o Zipf e Zipf-Mandelbrot para a comunidade vegetal das áreas A e B, respectivamente, os quais são interpretados como o processo sucessional onde espécies colonizadoras tardias têm as maiores necessidades de um nicho especializado e apresentam um custo ecológico elevado de energia, tempo e organização do ecossistema antes do seu estabelecimento. Assim, pode ser inferido que a deficiência de água no solo não afetou significativamente a conservação da floresta em estudo.

Palavras-chave: Perfil de diversidade, Estimadores de riqueza e Modelos.

² Artigo aceito pela revista Cerne.

ABSTRACT

The floristic composition studies are an aid in understanding the plant communities' structure, fundamental parameters for both management and conservation. Thus, this work's objective was to evaluate the floristic composition, richness, diversity, and species abundance models over 10 years (2005 to 2015) in two terra firme forest areas, with and without water soil deficit. Data were collected in 98 subplots in area A (without water exclusion) and 98 subplots in area B (with water exclusion), each measuring 10 m x 10 m, in which all plant species with the diameter at breast height ($DBH \geq 10$ cm) were inventoried. The Fabaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae families were the most representative related to the study areas, especially Fabaceae, which showed the highest richness. A small variation was found in the observed richness in area A, remaining constant the community evenness and the diversity index, while in area B, the variation in richness was greater, which may have contributed to a small change in the diversity index over time. The best ecological models adjusted were Zipf and Zipf-Mandelbrot for areas A and B plant communities, respectively, which are interpreted as the successional process in which late colonizing species have the greatest needs for a specialized niche and have a high ecological cost of energy, time and ecosystem organization before their establishment. Therefore, it can be inferred that water soil deficiency did not significantly affect forest conservation examined.

Key words: Diversity profile, Richness estimators and Models.

2.1 Introdução

O bioma Amazônia representa cerca de 30% de todas as florestas tropicais remanescentes do mundo, tendo a Floresta Amazônica como destaque por fornecer uma infinidade de bens e serviços ecológicos essenciais à qualidade de vida humana (SFB, 2010). Esse bioma vem despertando o aumento do interesse por pesquisa de longa duração em virtude da pressão antrópica que vem ocorrendo nessa região associada às mudanças climáticas (TABARELLI et al., 2013).

A mudança nas características do clima, principalmente no que se refere à alteração do balanço hídrico de regiões ou, ainda, à variação de temperatura fora dos padrões normais, podem causar modificações na distribuição e sobrevivência de espécies dentro destes (CORDEIRO et al., 2008). Ainda não se sabe qual é o real efeito das mudanças climáticas sobre a diversidade de plantas em florestas tropicais, mas é esperada redução na riqueza de espécies da comunidade arbórea (JENTSCH; KREYLING; BEIERKUHNLEIN, 2007; SMITH, 2011).

Diante disso, há uma grande preocupação com os efeitos prolongados de ausência de chuva na floresta tropical, considerando que as taxas de aumento líquido da biomassa acima do solo estão diminuindo em ambientes submetidos a seca (DOUGHTY et al., 2015; FELDPAUSCH et al., 2016).

Os efeitos da seca sobre as florestas e as populações de árvores variam de acordo com a sensibilidade de cada uma delas (BARROS et al., 2019; NEWBERY; LINGENFELDER, 2008; PHILLIPS et al., 2009a). Espécies dominantes de florestas, sujeitas a elevada variabilidade hídrica, apresentaram maior tolerância à seca do que espécies de floresta caracterizada por baixa variabilidade hídrica (BARROS et al., 2019).

O conhecimento e o entendimento da dinâmica complexa que envolve as florestas tropicais iniciam-se pelo levantamento da composição florística. Os estudos sobre mudanças na florística melhora não só a compreensão sobre a ecologia das florestas tropicais e sua resposta a distúrbios locais e regionais, mas também a capacidade de prever como as mudanças globais futuras podem influenciar alguns serviços vitais fornecidos por esses ecossistemas (FEELEY et al., 2011).

Estudos sobre a estrutura da floresta e florística na Amazônia, demonstram que geralmente as florestas de terra firme apresentam alta diversidade com poucos indivíduos representantes por espécie (ANDRADE et al., 2017). Um padrão que vem sendo mostrado na literatura é que em Florestas Tropicais poucas espécies são localmente comuns, outras moderadamente comuns e a maioria é rara (MAGURRAN, 2013). O conhecimento sobre a

abundância e raridade de espécies é importante para a política de conservação e uso de suas ferramentas, planejamento de ações e gestão do espaço (HEWITT et al., 2016).

Para entender o processo de dinâmica de comunidades vegetais e a influência das modificações do ambiente sobre a vegetação, há necessidade de estudos de longo prazo para subsidiar a tomada de decisões para fins de conservação. Em geral, os estudos analisam a composição florística e a dinâmica estrutural em comunidades vegetais. Diante do exposto, este estudo buscou simular longos e severos períodos de seca, semelhante aos ocasionados pela ocorrência do El Niño, por meio da exclusão de água da chuva na floresta, a partir de um experimento denominado de Esecaflo (Estudo de seca da floresta), cujo objetivo foi avaliar a composição florística e a estrutura de comunidades vegetais durante um período de 10 anos (2005 a 2015) em duas áreas de floresta de terra firme, com e sem a deficiência hídrica no solo, na Floresta Nacional de Caxiuanã.

2.2 Material e Métodos

2.2.1 Caracterização da área de estudo

O estudo foi desenvolvido em floresta densa de terra firme na Estação Científica Ferreira Pena (ECFPn), pertencente ao Museu Paraense Emílio Goeldi, localizada dentro da Floresta Nacional (Flona) de Caxiuanã (latitude: 01° 42' 30"S e longitude: 51° 31' 45" W), uma Unidade de Conservação (UC) de Uso Sustentável, cujo objetivo é o uso racional dos recursos naturais e pesquisa científica. Essa Unidade de Conservação (UC) possui área de aproximadamente 318.000 hectares, estando 59% da UC no município de Portel e 41% no município de Melgaço, a uma distância de aproximadamente 400 km de Belém (ICMBIO, 2012).

O clima da Flona de Caxiuanã, de acordo com a classificação climática de Köppen, é do tipo tropical quente e úmido e subtipo climático "Am" com uma curta estação seca. A região de Caxiuanã tem um regime pluviométrico bastante irregular, apresenta grande variabilidade espacial e temporal, caracterizando uma sazonalidade definida com aproximadamente 74% da precipitação anual ocorrendo entre janeiro e junho (1.443 mm), sendo esse período caracterizado como estação chuvosa e que apresenta o mês de março o mais chuvoso (média de 337 mm), enquanto de julho a dezembro é marcado pela estação seca, pois chove em média 512 mm sendo que no mês de novembro ocorre a maior escassez de chuva com uma média de 62 mm (COSTA et al., 2003).

A temperatura média anual é cerca de 26,7 °C, os valores médios de temperatura mínima de 23 °C e máxima de 32,7 °C. A umidade relativa do ar fica em torno de 87% (COSTA; MORAES, 2002). Os solos da área deste estudo são Latossolo Amarelo de baixa fertilidade química, excessivamente drenados e apresentam textura média (RUIVO; CUNHA, 2003). O pH varia de muito ácido (3,5) a moderadamente ácido (5,5) (RUIVO et al., 2002).

Segundo Lisboa et al. (1997), há uma multiplicidade de ecossistemas na região de Caxiuanã, onde pesquisas de campo identificaram ambientes de floresta densa de terra firme, florestas de inundação (várzea e igapó), vegetação savanóide (campo hidromórfico), vegetação secundária (capoeira) e vegetação residual em sítios de pomares.

A floresta densa de terra firme é o ambiente mais extenso e diverso da ECFPn, ocupando aproximadamente 85% da área, a qual cresce em latossolos amarelos de origem terciária, com textura argilo-arenosa, profundos e oligotróficos (ALMEIDA et al., 1993). Segundo Viana et al. (2003), a floresta de terra firme na região de Caxiuanã é constituída de árvores emergentes de altura que varia entre 40 até 50 m, de dossel com 30 até 35 m, de sub-dossel que apresentam de 20 até 25 m e de estrato inferior (pisso) com altura de aproximadamente 5 m.

2.2.2 Amostragem e coleta de dados

Para a realização dessa pesquisa foram analisados os dados coletados no sítio de pesquisa localizado dentro da área da ECFPn pertencente ao projeto “Estudo da Seca da Floresta” (ESECAFLOR) desenvolvido no âmbito do programa LBA (Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia), que foi proposto para investigar a influência da exclusão de água no solo sobre o ecossistema de floresta.

A coleta de dados foi realizada em uma área denominada de A (sem exclusão hídrica) e em outra cuja denominação foi B (com exclusão hídrica). Em 98 subparcelas de 10 x 10 m na área A e em 98 subparcelas na área B, nas quais foram inventariadas todas as espécies vegetais com o diâmetro à altura do peito (DAP $\geq$ 10 cm). A identificação das espécies foi realizada por um identificador botânico, porém não foi possível identificar todas as espécies devido a ausência de coleta de material reprodutivo das plantas. As espécies identificadas de todas as amostras foram registradas em famílias reconhecidas pelo *Angiosperm Phylogeny Group III* (APG III, 2009). Os nomes científicos das espécies foram confirmados e atualizados com o banco de dados da *The Plant List* (<http://www.theplantlist.org>).

Para a exclusão de água da chuva na área B, construiu-se uma cobertura na área com a utilização de aproximadamente 5.000 painéis de 0,50 x 3,0 metros de revestimento plástico

transparente, com estrutura em madeira, os quais foram instalados a uma altura de 1,5 a 4 metros acima do solo. Essa cobertura foi mantida permanentemente limpa, havendo substituição dos painéis em caso de danos causados pela queda de galhos, frutos e, eventualmente, árvores (COSTA et al., 2007).

Na área B foram construídas 20 calhas de madeira com 0,3 x 0,3 x 100 m de largura, profundidade e comprimento, respectivamente, as quais foram dispostas paralelamente a uma distância de 5 m, com altura em torno dos 4 m na parte central da parcela e a 1,5 m nas laterais. Essas calhas foram revestidas com o mesmo material plástico dos painéis a fim de facilitar o escoamento da água para as trincheiras laterais que direcionam esses fluxos para pontos de descarga de água distantes do local de exclusão de água da chuva (OLIVEIRA, 2014).

2.2.3 Análise dos dados

Os dados da comunidade foram analisados durante o período de 2005 a 2015, incluindo registros dos inventários dos anos de 2005, 2008, 2011 e 2015.

A riqueza observada de espécies e a sua estimativa foram registradas para cada ano inventariado nas áreas A e B, indicando a quantidade de espécies em potencial que provavelmente ocorrem nas áreas de estudo. Essas aferições foram calculadas utilizando-se cinco estimadores de riqueza não-paramétricos: ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap. Os cálculos foram feitos utilizando-se o programa EstimateS versão 9.1.0 (COLWELL, 2014).

A diversidade de espécies foi determinada para cada ano inventariado por meio do índice de Shannon (H') e índice de uniformidade (J') (MAGURRAN, 2013).

A análise dos dados foi realizada pelo software Past versão 3.23 (HAMMER et al., 2001). Para avaliar e comparar a diversidade de espécies entre os inventários, também foram empregados perfis de diversidade (TÓTHMÉRÉSZ, 1995), através do uso da série de Hill que corresponde a uma generalização mais conhecida na literatura ecológica (HILL, 1973), dada por: $N_a = (p_1^a + p_2^a + p_3^a + \dots + p_s^a)^{1/(1-a)}$, onde N_a é o valor do índice de diversidade para o parâmetro a ($a \geq 0$, $a \neq 1$) e p corresponde a proporção de abundância da espécie.

A distribuição de abundância de espécies da comunidade vegetal foi avaliada por cinco modelos ecológicos de abundância de espécies (Tabela 1). Os modelos com suas respectivas equações seguem abaixo:

Tabela 1- Equações dos modelos ecológicos aplicadas para a comunidade vegetal amostrada nas áreas A e B. Onde $\hat{a}_r$ = abundância esperada de espécie no rank r ; S = número total de espécies na comunidade; N = número total de indivíduos; n_i = número de indivíduo da espécie i ; Φ = função normal padrão; p_1 = proporção estimada das espécies mais abundantes; r = rank da espécie; α , μ , γ , β e c = parâmetros que são estimados para cada modelo.

Modelos	Equações
1-Brokey stick (Modelo Null)	$\hat{a}_r = \frac{N}{S} \sum_{i=1}^S \frac{1}{n_i}$
2- Niche-Preemption	$\hat{a}_r = N\alpha(1 - \alpha)^{r-1}$
3- Log-Normal	$\hat{a}_r = \exp[\log(\mu) + \log(\beta) \Phi]$
4- Zipf	$\hat{a}_r = Np_1 r^\gamma$
5- Zipf-Mandelbrot	$\hat{a}_r = Nc(r + \beta)^\gamma$

O modelo 1 (Brokey stick), conhecido como bastão quebrado, mostra que a subdivisão do espaço de nicho em uma comunidade pode ser comparada com um bastão quebrado aleatoriamente e simultaneamente em S pedaços, descrevendo uma distribuição muito uniforme, talvez a mais uniforme jamais encontrada em comunidades naturais (MAGURRAN, 2013).

O modelo 2 (Preemption), assume que cada espécie por vez exaure mais da metade do espaço de nicho existente, descreve as comunidades ecológicas menos uniformes e perturbadas (FÁVERO et al., 2015; MAGURRAN, 2013).

O modelo 3 (Log-normal) prediz uma comunidade ecológica com muitas espécies com níveis intermediários de abundância e poucas espécies raras e comuns (RICKLEFS, 1996).

Os modelos 4 (Zipf) e 5 (Zipf-Mandelbrot) são interpretados como o processo sucessional no qual espécies colonizadoras tardias têm as maiores necessidades de um nicho especializado e postulam que a presença de uma espécie deve-se a dependências de condições físicas e ecológicas prévias (MAGURRAN, 2006; 2013).

O melhor ajuste foi definido através da estimativa de probabilidade máxima, a qual compara os modelos através de parâmetros de informação de Akaike (AIC), Bayesian (BIC) e Deviance (resíduos do ajuste do modelo), sendo que os menores valores desses critérios indicam o melhor modelo ecológico ajustado (OKSANEN et al., 2019). Para o processamento

dos dados, utilizou-se o pacote *vegan* versão 2.5-3 (OKSANEN et al., 2019) do software R versão 3.5.1 (R CORE TEAM, 2018).

A classificação das espécies, nos seus respectivos grupos ecológicos, foi realizada com base em pesquisa bibliográfica, seguindo a proposta de classificação de Budowski (1965), na qual o grupo ecológico das espécies pode ser dividido em três categorias sucessionais: pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímax. As comparações de riqueza de espécies por grupo ecológico ao longo do tempo de estudo foram avaliadas pelo teste de Qui-quadrado (Tabela de Contingência) realizado pelo software R versão 3.5.1 (R CORE TEAM, 2018).

2.3 Resultados

2.3.1 Florística, riqueza e diversidade de espécies

Ao longo do período de estudo (2005-2015) foram registradas na área A uma variação total de 517 a 474 indivíduos distribuídos em 36 famílias, 88 gêneros e 201 espécies. A tabela 2 mostra as 26 espécies mais abundantes representadas na sua maioria por espécies secundárias tardias. As famílias botânicas com maior riqueza de espécies foram Fabaceae (31 espécies), Sapotaceae (27 espécies), Chrysobalanaceae (15 espécies), Burseraceae (13 espécies), Lecythidaceae (8 espécies), juntas representaram 46,77 % do total de espécies registradas ao longo do levantamento.

As espécies mais abundantes registradas durante o estudo na área A foram *Rinorea guianensis* Aubl. (variação de 56 a 50 indivíduos, representando 10,8% no ano de 2005 e 10,5% no ano de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Vouacapoua americana* Aubl. (22 a 21 indivíduos, representando 4,3% no ano de 2005 e 4,4% no ano de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Pouteria decorticans* T.D. Penn. (18 indivíduos, representando 3,5% no ano de 2005 e 3,8% no ano de 2015 em termos de abundância relativa), *Licania octandra* (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze (15 a 12 indivíduos, representando 2,9% no ano de 2005 e 2,5% no ano de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Pouteria oppositifolia* (Ducke) Baehni (13 a 14 indivíduos, representando 2,5% no ano de 2005 e 3% no ano de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Couratari multiflora* (Sm.) Eyma (12 a 10 indivíduos, representando 2,3% no ano de 2005 e 2,1% no ano de 2015 em termos de abundância relativa,

respectivamente) e *Manilkara bidentata* (A.DC.) A.Chev. (10 indivíduos, representando 1,9% no de 2005 e 2,1% no ano de 2015 em termos de abundância relativa) (Tabela 2).

Tabela 2- Espécies mais abundantes da comunidade vegetal amostradas na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. As espécies estão organizadas em ordem alfabética seguidas de suas respectivas famílias botânicas, Grupos ecológicos (GE) e o número de indivíduos registrados durante o período de estudo (2005-2015), onde PI = pioneira; SI = secundária inicial; ST = secundária tardia e C = clímax.

Família	Espécie	GE	2005	2015
Annonaceae	<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R. E. Fr.	-	8	7
Lecythidaceae	<i>Couratari multiflora</i> (Sm.) Eyma	ST	12	10
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S. A. Mori	ST	8	8
Lecythidaceae	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	ST	9	6
Lecythidaceae	<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S. A. Mori	ST	7	6
Chrysobalanaceae	<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	ST	5	5
Chrysobalanaceae	<i>Licania membranacea</i> Sagot ex Laness.	ST	6	5
	<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.)			
Chrysobalanaceae	Kuntze	SI	15	12
Sapotaceae	<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	ST	5	-
Sapotaceae	<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	-	10	10
Sapotaceae	<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Pierre	ST	7	7
Olacaceae	<i>Miquartia guianensis</i> Aubl.	ST	9	9
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp.	-	5	-
Sapotaceae	<i>Pouteria anomala</i> (Pires) T. D. Penn.	ST	6	6
Sapotaceae	<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	ST	6	6
Sapotaceae	<i>Pouteria decorticans</i> T. D. Penn.	ST	18	18
Sapotaceae	<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	ST	5	-
Sapotaceae	<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	ST	13	14
Burseraceae	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	ST	10	9
Violaceae	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	SI	56	50
Rubiaceae	<i>Stachyarrhena spicata</i> Hook. f.	-	7	5
Fabaceae	<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	ST	13	11
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	ST	6	-
Myristicaceae	<i>Virola michelii</i> Heckel	ST	5	-
Fabaceae	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	ST	22	21
Fabaceae	<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby & J.W. Grimes	ST	6	6
	Sub-total		279	231
	Demais espécies		238	243
	Total		517	474

O número de espécies registradas no período de 2005 a 2015 na área A variou de 183 a 179 espécies, correspondendo a uma variação muito pequena e a equabilidade da comunidade ao longo desse período se manteve constante, contribuindo para a não alteração do índice de diversidade (Tabela 3). Os perfis de diversidade dos inventários também evidenciaram a

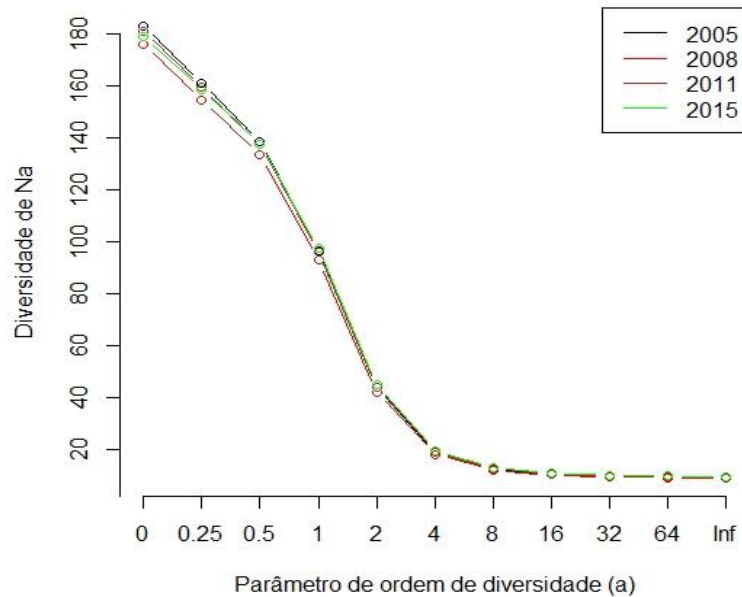
ausência de diferenças significativas na diversidade de espécies, fato observado pela sobreposição das curvas (Figura 1).

As estimativas de riqueza na área A obtidas pelos estimadores foram maiores do que a riqueza observada pelos dados do levantamento em campo durante o período do estudo. A riqueza observada entre 2005 e 2015 representou 47,06% e 47,47%, respectivamente, da riqueza estimada para a comunidade pelo estimador ICE, representando os menores valores em relação aos outros estimadores. Já em relação ao estimador Bootstrap, a riqueza observada em todo o período representou 80,76% e 80,51% em relação a 2005 e 2015, respectivamente, da riqueza estimada por esse estimador, representando os maiores valores se comparada aos outros valores de estimativas de riqueza (Tabela 3). A porcentagem do número de espécies com ocorrência em uma unidade amostral variou entre 57,38% e 58,66%, já para o número de espécies com ocorrência em duas unidades amostrais variou de 18,58 % e 17,32% durante os levantamentos realizados (Tabela 3).

Tabela 3- Características da vegetação para da área A no período de 2005 a 2015 na Floresta de Terra firme, Flona de Caixuanã, Pará. Onde: ICE, Chao 2, Bootstrap, Jack 1 (Jackknife de primeira ordem) e Jack 2 (Jackknife de segunda ordem) são os estimadores de riqueza não-paramétricos; Sobs = riqueza observada; Sobs% = porcentagem da riqueza observada em relação à riqueza estimada de cada estimador; Sp.1 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em uma unidade amostral; Sp.2 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em duas unidades amostrais; Sp. raras (%) = percentual de espécies raras; H' = índice de diversidade de Shannon; J' = índice de equabilidade de Pielou e N = número de indivíduos.

	2005	2008	2011	2015
1-ICE	388,89	366,93	389,06	377,1
2-Chão 2	343,48	325,97	351,51	355,01
3-Jack 1	286,93	274,98	284,93	282,93
4-Jack 2	356,82	340,95	356,76	355,73
5-Bootstrap	226,59	217,6	224,38	222,34
Sobs	183	176	181	179
Sobs% 1	47,06	47,96	46,52	47,47
Sobs% 2	53,28	53,99	51,49	50,42
Sobs% 3	63,78	64,00	63,52	63,27
Sobs% 4	51,29	51,62	50,73	50,32
Sobs% 5	80,76	80,88	80,66	80,50
Sp. 1 (%)	57,38	56,82	58,01	58,66
Sp. 2 (%)	18,58	18,75	17,68	17,32
Sp. raras (%)	85,79	85,8	86,19	87,71
H'	4,57	4,53	4,57	4,58
J'	0,88	0,88	0,88	0,88
N	517	500	503	474

Figura 1- Perfis de diversidade para a área A durante o período de 2005 a 2015 usando a Série de Hill, na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde: N_a = índice de diversidade de espécies para o parâmetro $a \geq 0$ e $a \neq 1$. Sendo N_a = é a-ésima “ordem” de diversidade.



O desempenho de cinco estimadores de riqueza para os anos de 2005 e 2015 na área A é mostrado na Figura 2A e Figura 2B, respectivamente. As curvas de estimativa de riqueza não mostraram tendência à estabilização, indicando que o número de espécies observada no conjunto amostral do levantamento em campo não representou fidedignamente a riqueza potencial da comunidade vegetal em estudo.

O comportamento dos cinco modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies na área A é mostrado na Figura 3. O modelo ecológico de distribuição de espécies que melhor descreveu e se ajustou a comunidade ecológica durante todo o período de estudo foi o Zipf, pois apresentou os menores valores de informação de AIC, BIC e resíduos (Tabela 4).

Figura 2- Curvas de estimativa de riqueza média acumulada de espécies para a área A produzidas por cinco estimadores não-paramétricos de riqueza (ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap) e riqueza média observada (Sobs) durante levantamento do ano de 2005 (A) até o levantamento final do ano de 2015 (B), na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.

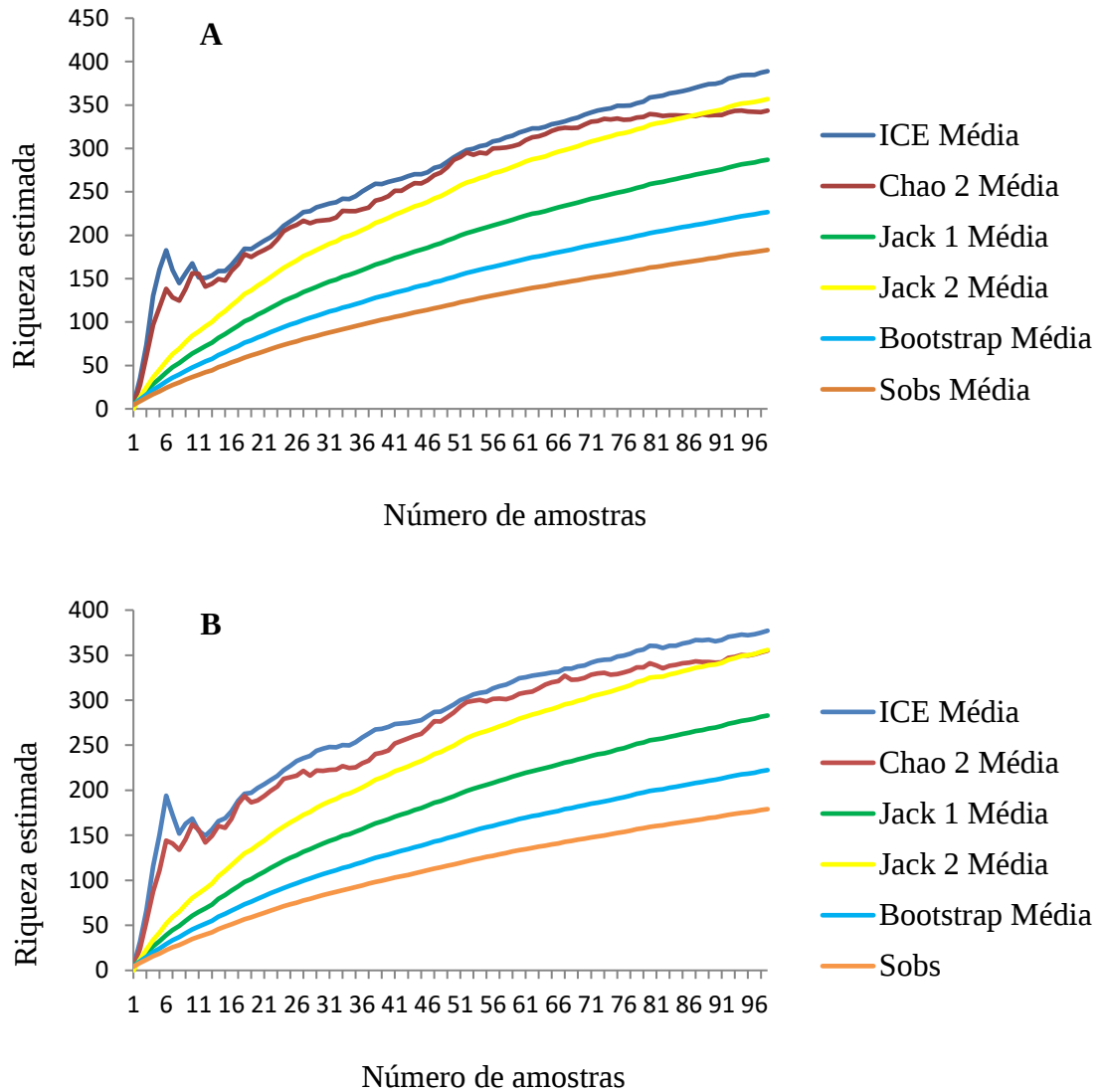


Figura 3- Curvas dos cinco modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies para o período de 2005 a 2015 na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.

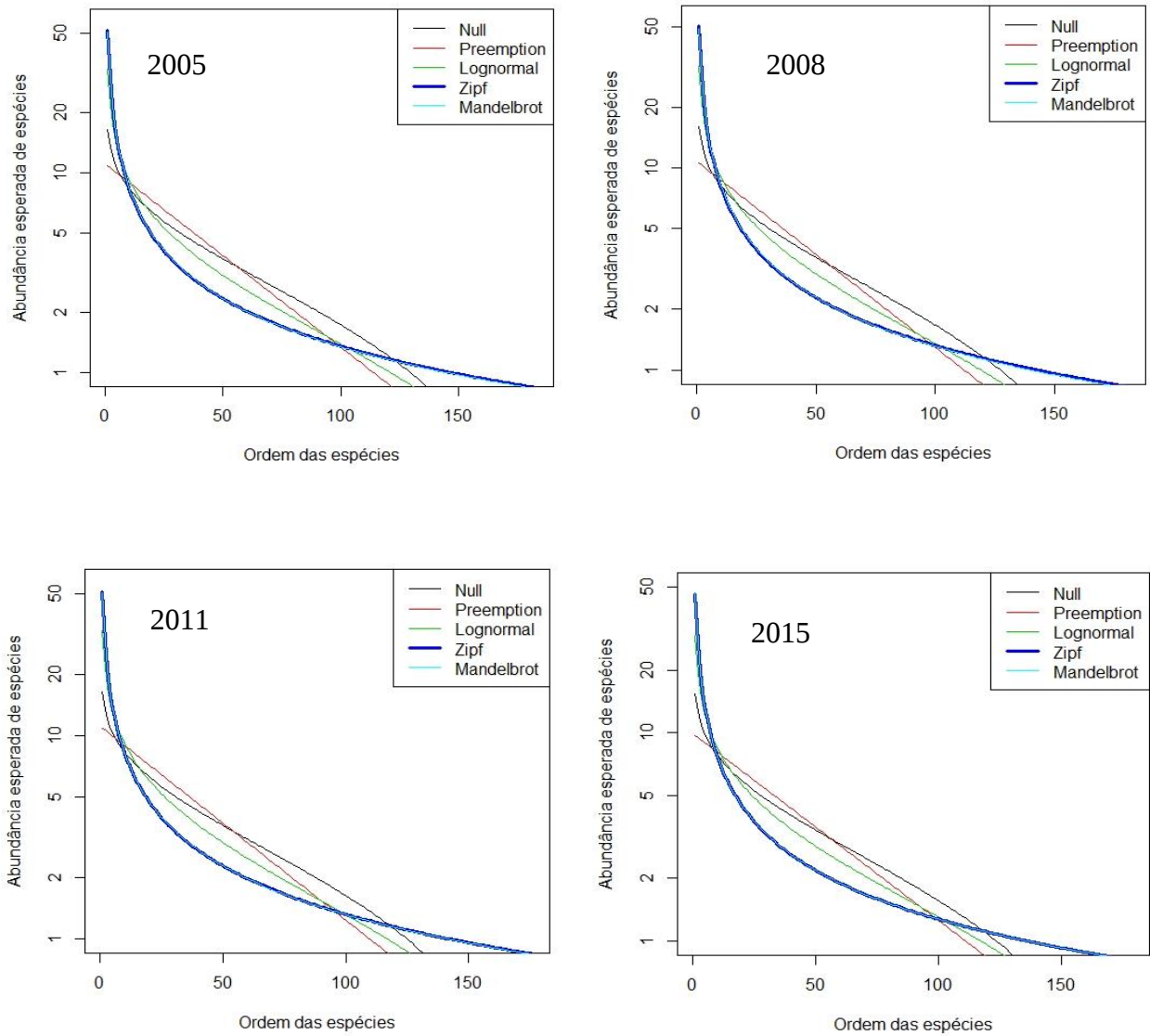


Tabela 4- Modelos ecológicos de distribuição de espécies testados para a área A entre o período de 2005 a 2015 na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde: par (par1, par2 e par3) = parâmetro; M-1 = Null; M-2 = Preemption; M-3 = Lognormal; M-4 = Zipf; M-5 = Zipf-Mandelbrot; AIC = Critério de Informação Akaike e BIC = Critério de Informação de Bayesian.

	2005					2008				
	M1	M2	M3	M4	M5	M1	M2	M3	M4	M5
par1	-	0,02	0,45	0,10	0,10	-	0,02	0,45	0,10	0,10
par2	-	-	1,10	-0,79	-0,80	-	-	1,10	-0,79	-0,80
par3	-	-	-	-	0,09	-	-	-	-	0,03
Resíduos	167,21	188,83	63,77	14,36	14,31	160,58	181,12	61,40	14,61	14,60
AIC	628,06	651,68	528,62	479,21	481,16	604,62	627,16	509,44	462,65	464,64
BIC	628,06	654,89	535,04	485,63	490,79	604,62	630,33	515,78	468,99	474,15
	2011					2015				
	M1	M2	M3	M4	M5	M1	M2	M3	M4	M5
par1	-	0,02	0,44	0,10	0,11	-	0,02	0,45	0,10	0,10
par2	-	-	1,09	-0,79	-0,81	-	-	1,10	-0,79	-0,80
par3	-	-	-	-	0,13	-	-	-	-	0,09
Resíduos	163,26	183,03	63,26	14,44	14,35	167,21	188,83	63,77	14,36	14,31
AIC	616,98	638,75	520,98	472,17	474,08	628,06	651,68	528,62	479,21	481,16
BIC	616,98	641,95	527,38	478,56	483,67	628,06	654,89	535,04	485,63	490,79

Ao longo do período de estudo (2005-2015) foram registradas na área B (exclusão de água da chuva) uma variação total de 477 a 426 indivíduos distribuídos em 35 famílias, 92 gêneros e 210 espécies. A tabela 5 mostra as 31 espécies mais abundantes, representadas na sua maioria por espécies secundárias tardias. As famílias botânicas com maior riqueza de espécies foram Fabaceae (33 espécies), Sapotaceae (25 espécies), Burseraceae (11 espécies), Chrysobalanaceae (9 espécies) e Lecythidaceae (9 espécies), onde juntas representam 41,43% do total de espécies registradas ao longo do levantamento.

As espécies mais abundantes registradas no período de 2005 a 2015 na área B foram *Tetragastris panamensis* (Engl.) Kuntze (variação de 17 a 15 indivíduos, representando 3,56% no ano de 2005 e 3,52% no ano de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Manilkara bidentata* (A.DC.) A.Chev. (15 indivíduos, representando 3,14% no ano de 2005 e 3,52 % no ano de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Minquartia guianensis* Aubl. (variação de 15 a 14 indivíduos, representando 3,14% no ano de 2005 e 3,29% no ano de 2015 em termos de relativa, respectivamente), *Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori (variação de 14 a 11 indivíduos, representando 2,94% no ano de 2005 e 2,58% no de 2015 em termos de abundância relativa, respectivamente), *Pouteria decorticans* T.D. Penn. (variação de 13 a 11 indivíduos, representando 2,73% ano de 2005 e 2,58% no ano de 2015 em termos de relativa, respectivamente) (Tabela 5).

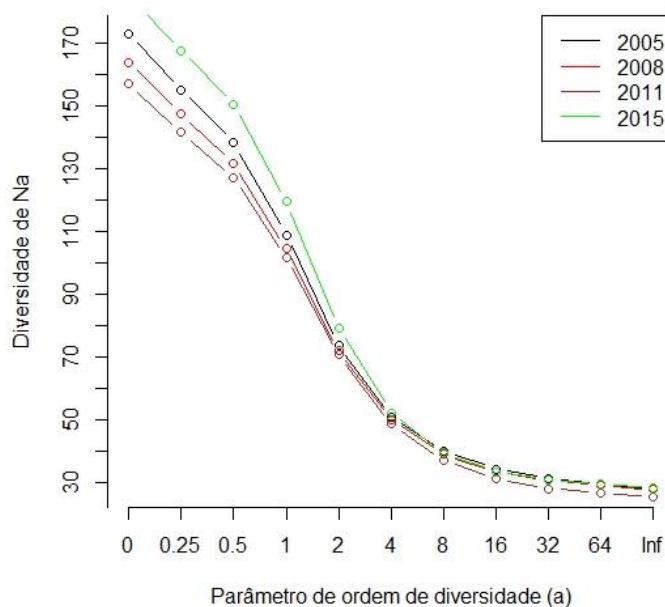
Tabela 5- Espécies mais abundantes da comunidade vegetal amostradas na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. As espécies estão organizadas em ordem alfabética seguidas de suas respectivas famílias botânicas, Grupos ecológicos (GE) e o número de indivíduos registrados durante o período de estudo (2005-2015), onde PI = pioneira; SI = secundária inicial e ST = secundária tardia e C = clímax.

Família	Espécie	GE	2005	2015
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum prieurii</i> A. DC.	ST	6	6
Annonaceae	<i>Duguetia echinophora</i> R. E. Fr.	ST	5	-
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S. A. Mori	ST	14	11
Lecythidaceae	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.) Sandwith	ST	5	-
Lecythidaceae	<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S. A. Mori	ST	5	5
Annonaceae	<i>Guatteria poeppigiana</i> Mart.	PI	6	-
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	ST	7	6
Fabaceae	<i>Inga gracilifolia</i> Ducke	ST	6	6
Fabaceae	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	SI	5	6
Lecythidaceae	<i>Lecythis confertiflora</i> (A. C. Sm.) S. A. Mori	-	9	8
Lecythidaceae	<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	ST	10	8
Chrysobalanaceae	<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Schult.) Kuntze	SI	6	6
Sapotaceae	<i>Manilkara bidentata</i> (A. DC.) A. Chev.	ST	15	15
Sapotaceae	<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Pierre	ST	8	-
Olcaceae	<i>Miquartia guianensis</i> Aubl.	ST	15	14
Melastomataceae	<i>Mouriri duckeana</i> Morley	SI	7	6
Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.	-	12	8
Sapotaceae	<i>Pouteria decorticans</i> T. D. Penn.	ST	13	10
Sapotaceae	<i>Pouteria jariensis</i> Pires & T. D. Penn.	ST	6	6
Sapotaceae	<i>Pouteria</i> sp.	-	11	6
Sapotaceae	<i>Pouteria anomala</i> (Pires) T. D. Penn.	ST	5	5
Sapotaceae	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	ST	6	6
Sapotaceae	<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	ST	-	5
Burseraceae	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	ST	11	10
Fabaceae	<i>Sclerolobium</i> sp.	-	5	5
Rubiaceae	<i>Stachyarrhena spicata</i> Hook. f.	-	12	9
Fabaceae	<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	ST	11	11
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	ST	17	15
Fabaceae	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	ST	8	8
Annonaceae	<i>Xylopia nitida</i> Dunal	SI	10	6
Fabaceae	<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby & J. W. Grimes	ST	-	5
Sub-total			256	212
Demais espécies			221	214
Total			477	426

A riqueza de espécies variou de 173 a 185 durante o período de estudo de 2005 a 2015 na área B, enquanto a equabilidade não se alterou (Tabela 6). Assim sendo, essa pequena variação em riqueza pode ter contribuído também para uma variação da diversidade de espécies como pode ser visualizada no gráfico de perfis de diversidade para o período de 2005 a 2015,

o qual mostra que a diversidade foi maior no ano de 2015 quando comparada aos outros anos do estudo (Figura 4).

Figura 4 - Perfis de diversidade para a área B durante o período de 2005 a 2015 usando a Série de Hill, na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde: N_a = índice de diversidade de espécies para o parâmetro $a \geq 0$ e $a \neq 1$. Onde N_a = é a-ésima “ordem” de diversidade



As estimativas de riqueza da área B obtidas pelos estimadores foram maiores que a riqueza observada pelos dados do levantamento em campo durante o período do estudo. Dessa maneira, a riqueza observada representou 45,06% e 35,22% no ano de 2005 e 2015, respectivamente em relação à riqueza estimada pelo estimador Chao 2, representando os menores valores em relação aos outros estimadores (Tabela 6). Já em relação ao estimador Bootstrap, a riqueza observada representou 81,17% e 79,20% da riqueza estimada por esse estimador em 2005 e 2015, respectivamente, representando os maiores valores se comparada a outros (Tabela 6). A porcentagem do número de espécies com ocorrência em uma unidade amostral variou entre 57,23% e 66,49%, já para o número de espécies com ocorrência em duas unidades amostrais a porcentagem variou de 13,29% e 11,89% durante o período dos levantamentos realizados (Tabela 6).

Tabela 6- Características da vegetação da área B no período de 2005 a 2015 na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde: ICE, Chao 2, Bootstrap, Jack 1 (Jackknife de primeira ordem) e Jack 2 (Jackknife de segunda ordem) são os estimadores de riqueza não-paramétricos; Sobs = riqueza observada; Sobs% = porcentagem da riqueza observada em relação à riqueza estimada de cada estimador; Sp. 1 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em uma unidade amostral; Sp. 2 (%) = porcentagem do número de espécies com ocorrência em duas unidades amostrais; Sp. raras (%) = porcentagem de espécies Raras; H' = índice de diversidade de Shannon; J' = índice de equabilidade de Pielou; e N = número de indivíduos.

	2005	2008	2011	2015
1-ICE	361,14	359,45	315,77	506,37
2-Chao 2	383,89	392,05	363,32	525,33
3-Jack 1	270,99	259,02	245,09	306,74
4-Jack 2	345,67	333,67	313,86	405,91
5-Bootstrap	213,14	202,53	192,87	233,58
Sobs	173	164	157	185
Sobs % 1	47,90	45,63	49,72	36,53
Sobs % 2	45,06	41,83	43,21	35,22
Sobs % 3	63,84	63,32	64,06	60,31
Sobs % 4	50,05	49,15	50,02	45,58
Sobs % 5	81,17	80,98	81,40	79,20
Sp. 1 (%)	57,23	58,54	56,69	66,49
Sp. 2 (%)	13,29	12,20	12,10	11,89
Sp. raras (%)	83,24	83,54	81,53	85,41
H'	4,69	4,65	4,62	4,78
J'	0,91	0,91	0,91	0,92
N	477	444	431	426

O desempenho de cinco estimadores de riqueza para os anos de 2005 e 2015 na área B é mostrado na Figura 5A e Figura 5B, respectivamente. As curvas de estimativa de riqueza não apontaram tendência à estabilização, revelando que a amostra não foi representativa.

O comportamento dos cinco modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies da área B é visto na Figura 6. O modelo ecológico de distribuição de espécies que melhor descreveu e se ajustou a comunidade ecológica durante todo o período de estudo foi o Zipf-Mandelbrot, pois apresentou os menores valores de informação de AIC, BIC e resíduos (Tabela 7).

Tabela 7- Modelos ecológicos de distribuição de espécies testados para a área B entre o período de 2005 a 2015 na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde: par (par1, par2 e par3) = parâmetro; M-1 = Null; M-2 = Preemption; M-3 = Lognormal; M-4 = Zipf; M-5 = Zipf-Mandelbrot; AIC = Critérios de informação de Akaike; e BIC = Critérios de informação de Bayesian.

	2005					2008				
	M1	M2	M3	M4	M5	M1	M2	M3	M4	M5
par1	-	0,02	0,59	0,07	1,01	-	0,02	0,59	0,07	1,18
par2	-	-	0,93	-0,68	-1,26	-	-	0,91	-0,67	-1,29
par3	-	-	-	-	12,46	-	-	-	-	13,33
Resíduos	88,14	65,45	42,68	46,65	10,23	82,22	58,43	40,76	45,18	11,57
AIC	529,73	509,04	488,27	492,24	457,82	499,39	477,61	461,94	466,35	434,74
BIC	529,73	512,20	494,58	498,54	467,28	499,39	480,71	468,14	472,55	444,04
	2011					2015				
	M1	M2	M3	M4	M5	M1	M2	M3	M4	M5
par1	-	0,02	0,61	0,07	1,18	-	0,02	0,45	0,07	0,33
par2	-	-	0,90	-0,67	-1,29	-	-	0,88	-0,66	-1,02
par3	-	-	-	-	13,30	-	-	-	-	7,15
Resíduos	71,61	49,48	32,97	38,64	9,23	107,78	83,42	50,70	35,18	15,27
AIC	474,24	454,11	439,59	445,27	417,86	556,88	534,52	503,80	488,28	470,37
BIC	474,24	457,17	445,71	451,38	427,03	556,88	537,74	510,24	494,72	480,04

Considerando a variação da riqueza de espécies durante os dez anos de avaliação (2005-2015) nas áreas de estudo, houve o desaparecimento por mortalidade de vinte e uma espécies na área A e vinte e cinco na área B. Durante esse período houve um ganho de dezessete espécies na área A e de trinta e sete espécies na área B. Observa-se que o povoamento da área B apresentou um balanço positivo em termos de perda e ganho de espécies. Já no que diz respeito as mudanças da abundância durante o mesmo período de avaliação, a perda de número de indivíduos por mortalidade e o ganho de indivíduos foram maiores na área B, porém o balanço em termos de perda e ganho de indivíduos foi negativo (Tabela 8).

2.3.2 Mudanças em grupos ecológicos

A distribuição de riqueza das espécies entre os grupos ecológicos durante o período do estudo se manteve num mesmo padrão de distribuição, no qual o grupo ecológico das secundárias tardias foi o mais representativo em número de espécies tanto na área A como na B, seguido do grupo das secundárias iniciais, pioneiras e das climáticas (Tabela 9).

Figura 5- Curvas de estimativa de riqueza média acumulada de espécies para a área B produzidas por cinco estimadores não-paramétricos de riqueza (ICE, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2 e Bootstrap) e riqueza média observada (Sobs) durante levantamento do ano de 2005 (A) até o levantamento final do ano de 2015 (B), na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.

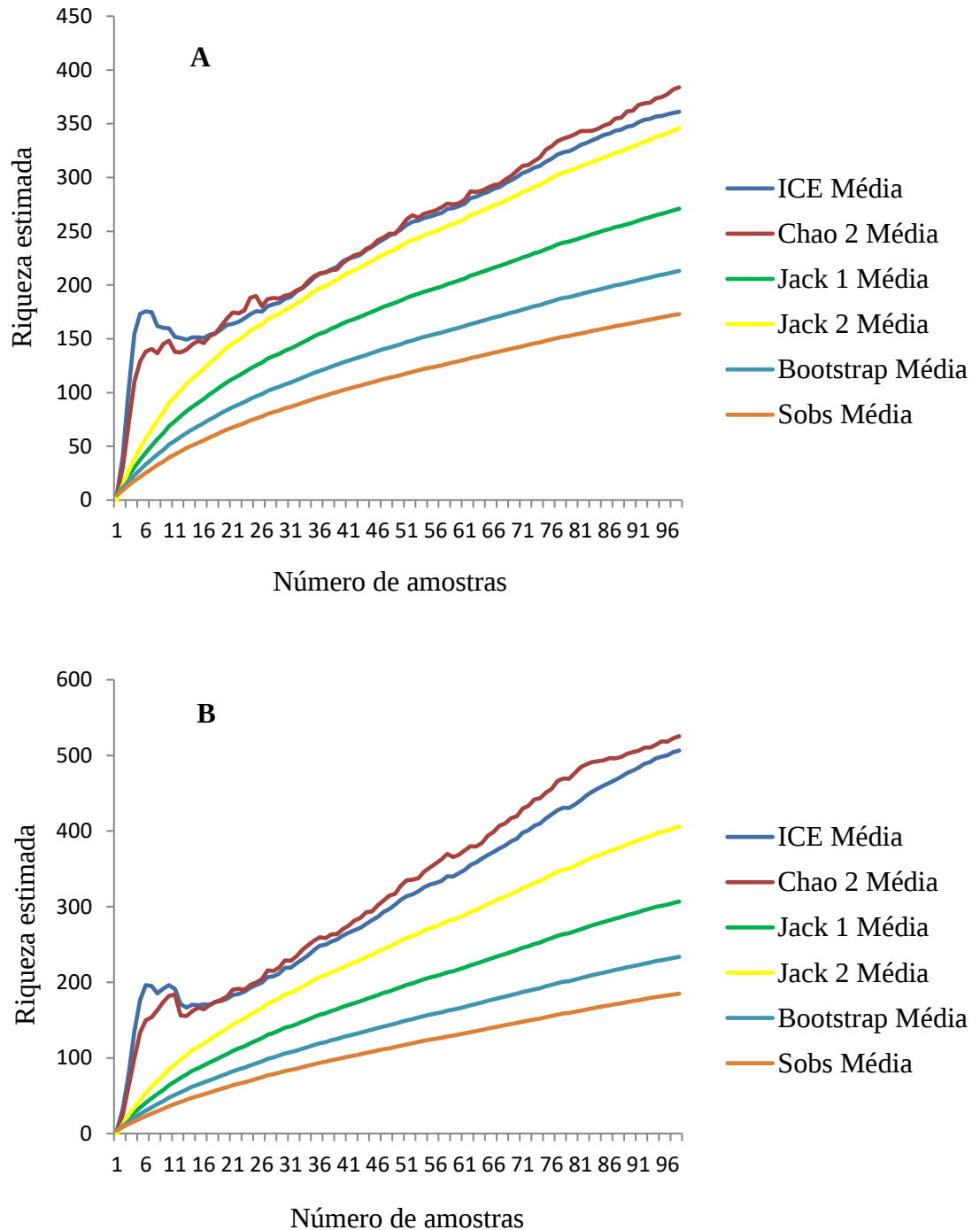


Figura 6- Curva dos cinco modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies para o período entre 2005 a 2015 na área B da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.

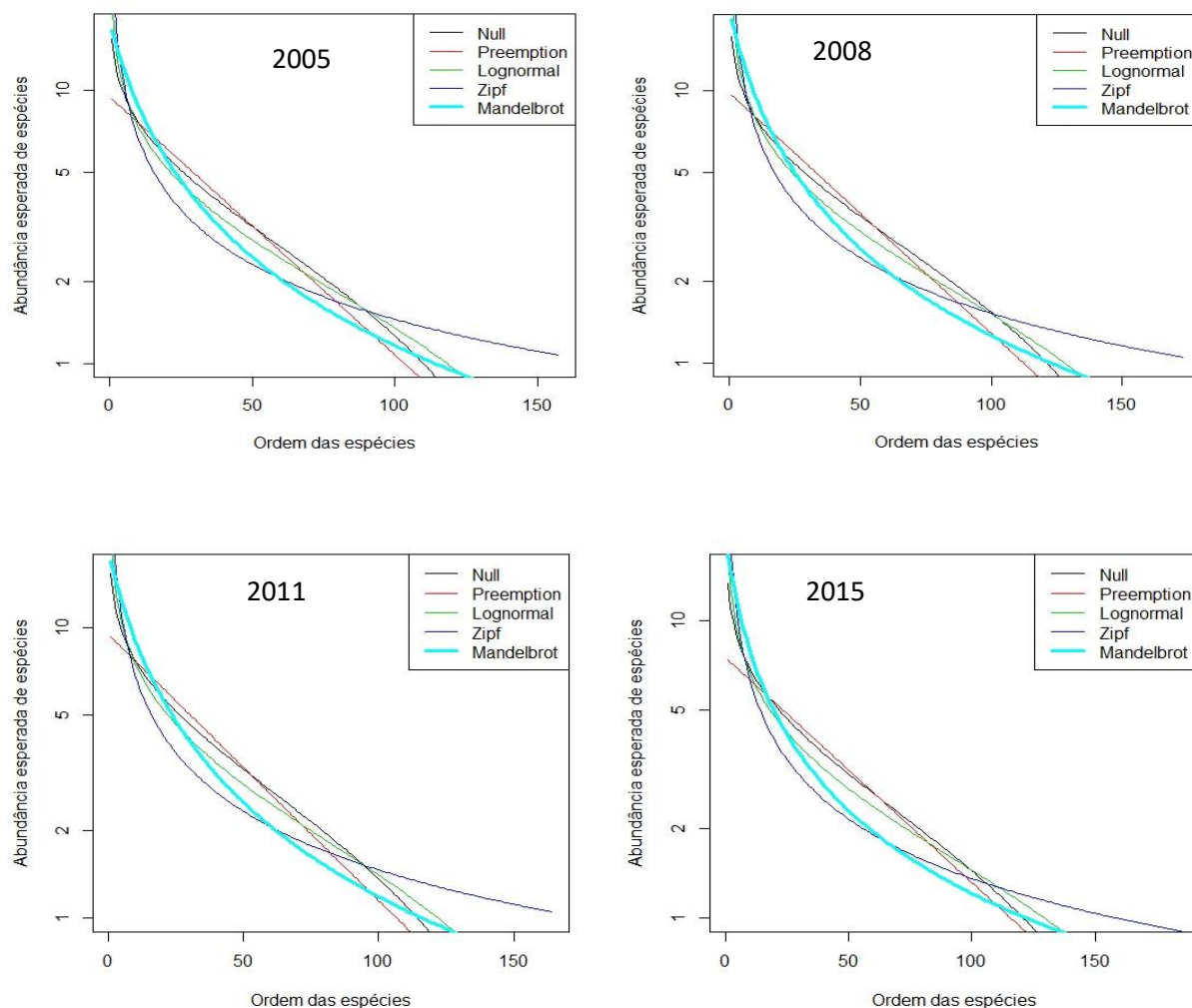


Tabela 8- Mudança na riqueza e abundância de espécies do levantamento inicial do ano de 2005 até o levantamento final no ano de 2015 nas áreas de estudo, na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará.

	Área A	Área B
Riqueza total inicial	183	173
Perda de espécies	21 (11,47%)	25 (14,45%)
Ganho de espécies	17 (9,29%)	37 (21,39%)
Riqueza total final	179	185
Abundância total inicial	517	477
Perda de indivíduos	63 (12,19%)	95 (19,92%)
Ganho de indivíduos	20 (3,87%)	44 (9,22%)
Abundância total final	474	426

Tabela 9- Distribuição de riqueza das espécies pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e clímax durante 2005 a 2015 na área A e B, na Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde: S: riqueza das espécies.

	2005	2008	2011	2015
	(S)	(S)	(S)	(S)
Pioneiras				
Área A	9	7	7	6
Área B	5	5	5	4
Secundárias Iniciais				
Área A	13	12	11	11
Área B	19	18	16	15
Secundárias Tardias				
Área A	72	70	69	67
Área B	68	65	65	61
Clímax				
Área A	1	1	1	1
Área B	3	3	3	3

As comparações da riqueza das espécies secundárias iniciais para os intervalos menores de 2005 a 2008 ($X^2 = 0$; $p = 1$), 2008 a 2011 ($X^2 = 0$; $p = 1$), 2011 a 2015 ($X^2 = 0$; $p = 1$) e para o intervalo maior compreendido de 2005 a 2015 ($X^2 < 0.0001$; $p = 1$) não foram significativas.

Da mesma forma, as comparações da riqueza das secundárias tardias para os intervalos menores de 2005 a 2008 ($X^2 = 0.0$; $p = 1$), 2008 a 2011 ($X^2 = 0$; $p = 1$), 2011 a 2015 ($X^2 = 0.0002$; $p = 0.99$) e para o intervalo maior compreendido de 2005 a 2015 ($X^2 = 0.0008$; $p = 0.98$) não foram relevantes.

Portanto, em um nível de significância de 0,05, é possível concluir que o teste Qui-quadrado mostrou não haver uma associação temporal estatisticamente significativa do número de espécies entre os grupos ecológicos quando comparada a área A e B no período de 2005 a 2015, revelando, assim, que a riqueza de espécies dos grupos ecológicos não foram afetadas significativamente pela exclusão de água da área B. Entretanto, observa-se ao longo do tempo na área A e B uma tendência de diminuição da riqueza em três grupos ecológicos (pioneiras, secundárias iniciais e tardias), havendo a predominância de espécies secundárias tardias na área A em relação a área B (Tabela 9).

As comparações da riqueza de espécies não foram realizadas para as climáticas e nem em relação às pioneiras, pois o número de espécies registrado foi pequeno em cada grupo ecológico, o que poderia afetar o resultado da estimativa do Qui-quadrado.

2.4 Discussão

2.4.1 Aspectos gerais de composição florística, riqueza e diversidade de espécies

Durante o período de estudo (2005-2015) ficou registrado tanto na área A e B que as famílias botânicas mais expressivas em termos de número de espécies foram Fabaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Burseraceae, Lecythidaceae, apresentando a Fabaceae como a família com maior riqueza de espécies. Em um estudo realizado na Reserva Ducke (RIBEIRO et al., 1999) registraram a família Fabaceae com maior número de espécies arbóreas, com destaque para as espécies do gênero *Parkia* e *Swartzia*. Segundo Silva (2002), a capacidade de fixar nitrogênio mostrada por algumas espécies dessa família pode ser a estratégia de vida que tem conferido uma riqueza de espécies grande a essa família mesmo em solos de baixa fertilidade natural.

O predomínio destas famílias supracitadas e a ocorrência de pequena variação do número de espécies representativas das mesmas, além da pequena variação do número de indivíduos das espécies mais abundantes entre os anos deste estudo, podem sugerir que a perturbação causada na floresta devido ao déficit hídrico não foi capaz de prejudicar a composição florística para estas famílias botânicas. Essa resistência a variação de abundância dessas espécies na área B pode estar relacionada com o fato de que essas espécies apresentam em sua maioria a densidade da madeira variando de média a alta, e segundo Philips et al. (2010), espécies de alta densidade podem ser mais resistentes a seca, sugerindo uma possível resistência da floresta.

Considerando que o déficit hídrico deste estudo foi uma tentativa de simular os efeitos de alterações do clima, o estudo de Huntingford et al. (2013), que se utilizou de modelos climáticos e ecológicos em áreas de florestas tropicais, mostrou que as florestas podem perder parte do estoque de carbono mediante às alterações climáticas, mas que a Floresta Amazônica mostraria resiliência às mudanças climáticas, sustentando o entedimento de pequenas variações já citadas.

Outros estudos realizados na Amazônia enfatizam a predominância da família Fabaceae em número de espécies (ALMEIDA et al., 2012; LISBOA et al., 1997; OLIVEIRA et al., 2008; SALOMÃO et al., 2012). Segundo Salomão et al. (2012) em um estudo realizado na Flona Saracá-Taquera, no município de Oriximiná, Estado do Pará, registraram que as famílias botânicas Fabaceae, Sapotaceae, Chrysobalanaceae apresentaram as maiores riquezas. Segundo Lisboa et al. (1997), em um estudo da floresta de terra firme em Caxiuanã registraram que as

famílias mais representativas em números de espécies foram Sapotaceae, Chrysobalanaceae, Lauraceae e Lecytidaceae. Nesse estudo citado, entretanto, os autores consideraram a divisão das leguminosas em três famílias distintas (Fabaceae, Caesalpiniaceae e Mimosaceae) e não incluídas como pertencentes apenas a família Fabaceae, mas se somadas e representadas em um único grupo (Fabaceae) passariam a ser a família de maior riqueza de espécies.

As espécies mais abundantes e as espécies mais raras encontradas neste estudo, sendo estas aqui definidas como aquelas representadas por 1 a 4 indivíduos, foram representadas na sua maioria pelo grupo das secundárias tardias tanto na área A e B durante o período de 2005 a 2015. Em relação às espécies raras deste estudo, é bem evidente um percentual elevado acima de 80% em relação às mais abundantes durante o intervalo de estudo. Esses resultados da maioria das espécies serem representadas pelas secundárias tardias sugerem que a floresta estar caminhando para um estágio sucessional mais maduro, uma vez que as espécies secundárias tardias iniciam sua presença em estágios médios de sucessão ecológica (ALMEIDA, 2016).

Uma das características do ambiente de terra firme de Caxiuanã é a presença alta de espécies que são consideradas raras (ALMEIDA et al., 1993; LISBOA et al., 1997). Em uma área de 13 hectares, Almeida et al. (1993), registraram a presença de 375 espécies raras representadas por 1 a 4 indivíduos. A ocorrência de um grande número de espécies com poucos indivíduos é registrada na maioria dos trabalhos em florestas tropicais preservadas, como consequência da alta diversidade biológica (CARDOSO-LEITE et al., 2002). De acordo com Negrelle (2001), a proteção de espécies raras é uma questão importante no que tange aos esforços de conservação ambiental, pois são consideradas vulneráveis à extinção quando comparadas às ditas mais abundantes.

Embora a riqueza tenha sido elevada na área A e B, as estimativas do número potencial de espécies calculadas pelo estimador Bootstrap foram ainda maiores, uma vez que a riqueza observada deste estudo representou um percentual acima de 80% do valor de riqueza estimado por esse estimador, indicando que a amostragem não foi suficiente para representar o potencial total de riqueza das áreas. A riqueza registrada ao longo do período de estudo foi bem próxima a outro estudo realizado em floresta de terra firme, na Estação Científica de Caxiuanã, onde a média de riqueza de espécie foi 189 por hectare (ALMEIDA et al., 1993).

Os valores de diversidade e de equabilidade (J) permaneceram elevados nas áreas deste estudo, mostrando que embora a comunidade apresente um conjunto de populações dominantes, ela detém uma flora arbórea distribuída de forma bastante uniforme no ambiente. Os índices de diversidade de Shannon-Weaver encontrados são semelhantes a outros trabalhos realizados na Amazônia (ANDRADE et al., 2015; ESPÍRITO-SANTO et al., 2005; SILVA et al., 2014). De

acordo com Whittaker et al. (2001) e Tilman et al. (2001), os sistemas florestais apresentam correlação positiva entre a diversidade de espécies e a estabilidade dos sistemas florestais, sendo assim, em função dos elevados índices de diversidade e equabilidade apresentados pelas comunidades estudadas deste estudo, pode-se considerá-las estáveis e bem conservadas.

A pequena variação da riqueza e a constância da equabilidade na área A durante 2005 a 2015, levaram a não alteração do índice de diversidade. Isso condiz com a teoria de que as florestas tropicais livres de grandes distúrbios ou interferências antrópicas geralmente mudam pouco em relação à composição florística (LAURANCE et al., 2006; LAURANCE et al., 2004; SWAINE et al., 1987). Da mesma forma, o fato da variação de riqueza observada ter sido maior no período de 2005 a 2015 na área B, pode ter contribuído para mudança no índice de diversidade no ano de 2015, mesmo que não tenha sido tão expressiva em relação aos outros anos. Desse modo, infere-se que essas áreas sujeitas a perturbações provocadas pelo estresse devido à falta de disponibilidade de água no solo para as plantas, podem ter levado a uma maior variação de riqueza de espécies com um balanço positivo entre ganho e perda desse quantitativo, porém com um balanço negativo entre ganho e perda de número de indivíduos. Para o aumento na taxa de mortalidade em função da intensidade do período seco é necessária a redução de chuvas severas por vários anos (MEIER et al., 2008; NEPSTAD et al., 2002).

Dessa maneira, a mortalidade de espécies pode ter provocado ao longo do tempo o favorecimento para o surgimento e estabelecimento de algumas outras, na medida em que a morte das mesmas vai proporcionando abertura de clareiras e provocando modificação das condições ambientais, luminosidade, temperatura e umidade (BURSLEM, WHITMORE, 1999).

2.4.2 Modelos de distribuição de abundância de espécies

Os modelos ecológicos de distribuição de abundância Zipf e Zipf-Mandelbrot foram os melhores modelos ajustados para a área A e B, respectivamente, não havendo variação de ajustes de modelos ao longo do intervalo do estudo, refletindo pouca variação na composição florística e na riqueza de espécies, o que caracteriza um grau de maturidade das comunidades (FÁVERO et al., 2015).

A manutenção do padrão destes dois modelos ajustados ao longo do tempo não evidenciaram disparidade da distribuição de abundância de espécies entre as comunidades arbóreas, e segundo Magurran (2013), ambos são interpretados como uma comunidade em processo de sucessão, no qual colonizadores tardios têm maiores necessidades de um nicho

especializado e dependem de condições físicas e ecológicas precedentes. Neste contexto, os ajustes a esses modelos teóricos de abundância já citados, corrobora com o registro do predomínio de espécies secundárias tardias nas áreas deste estudo, sugestivas de ambientes mais estáveis.

2.4.3 Mudança de riqueza de espécies em grupos ecológicos

As variações de riqueza de todos os grupos ecológicos analisados foram pequenas e não foram significativas para os intervalos de estudo, mostrando que a composição de de diferentes grupos ecológicos não foi afetada de forma significativa pela diminuição de água no solo da floresta ao longo do tempo. As florestas tropicais isentas de distúrbios severos, geralmente são registradas poucas mudanças na densidade e na composição de espécies, o que sugere condição de aparente equilíbrio (LAURANCE et al., 2006; LAURANCE et al., 2004) e para detectar mudança de padrões na composição de variedades arbóreas em florestas naturais isentas de interferência antrópica, devem ser consideradas observações a médio e longo prazo (MEWS; MARIMON; RATTER, 2012; SOUZA, 2012). Desse modo, as áreas deste estudo parecem apresentar um comportamento de uma floresta livre de perturbação severa ou que esse tempo de perturbação devido ao deficit não tenha sido suficiente para alterar significativamente essa dinâmica florestal.

As espécies secundárias tardias predominaram neste estudo seguidas de outras secundárias iniciais, sendo essas com um número maior na área B, isso pode indicar que as comunidades estão caminhando para estágios mais avançados de sucessão, pois de acordo com Almeida (2016), as espécies secundárias tardias, desenvolvem-se exclusivamente em sub-bosque, iniciando a sua presença em estágios médios de sucessão, crescendo e completando seu ciclo de vida na sombra, já as secundárias iniciais convivem com as pioneiras em menor densidade nas fases iniciais da sucessão florestal.

Paula et al. (2004) registraram elevada presença de espécies secundárias tardias e iniciais, baixa representatividade florística de tipos pioneiras, e por isso concluíram que a floresta se encontrava em estágio intermediário de sucessão.

2.5 Conclusão

O estudo mostrou que as comunidades vegetais não apresentaram variações expressivas em termos de composição florística, riqueza, diversidade e de modelos de distribuição de

abundância de espécies nas comparações da área de floresta sem exclusão hídrica no solo em relação à área com exclusão hídrica ao longo de dez anos de estudo. Outrossim, a variação da composição de espécies em grupos ecológicos não foi significativa para os intervalos de estudo, levando a inferir que a mesma não foi afetada de forma significativa pela diminuição de água no solo da floresta ao longo do tempo.

Ao observar que houve a predominância de espécies secundárias tardias seguidas das iniciais neste estudo, sendo essas últimas com um número maior na área B, isso pode indicar que as comunidades estão caminhando para estágios mais avançados de sucessão.

Por outro lado, a falta de disponibilidade de água no solo para as plantas pode ter levado a um balanço negativo entre ganho e perda de número de indivíduos durante o período de 2005 a 2015, mostrando muito mais perdas de árvores do que saldo positivo de espécies.

Portanto, pode-se inferir que a floresta aparenta está bem estabelecida, apresentando-se como um sistema dinâmico que se encontra em bom estado de conservação, com riqueza de espécies e diversidade elevada, e, que a restrição hídrica no solo ao longo do tempo de dez anos de estudo não foi suficiente para interferir no estado de conservação do ambiente de maneira tão expressiva. Talvez isso sugira a necessidade de mais anos de estudos para tentar absorver as respostas mais robustas da floresta frente à deficiência de água no solo.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, D. S. Alguns princípios de sucessão natural aplicados ao processo de recuperação. *In: ALMEIDA, D. S. **Recuperação ambiental da Mata Atlântica**. 3. ed. Ilhéus, BA: Editus; 2016. p. 48-75.*
- ALMEIDA, L. S. *et al.* Fitossociologia e uso múltiplo de espécies arbóreas em floresta manejada, Comunidade Santo Antônio, município de Santarém, Estado do Pará. **Acta Amazonica**, v. 42, n. 2, p. 185 - 194, 2012.
- ALMEIDA, S. S.; LISBOA, P. L. B.; SILVA, A. S. L. Diversidade florística de uma comunidade arbórea na Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Série Botânica, v. 9, n. 1, p. 99-105, 1993.
- ANDRADE, D. F. *et al.* Inventário florestal de grandes áreas na Floresta Nacional do Tapajós, Pará, Amazônia, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 5, n. 1, p. 109-115, 2015.
- ANDRADE, R. T. G. *et al.* Fitossociologia de uma floresta de terra firme na Amazônia Sul-Occidental, Rondônia, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 7, n. 2, p. 36-43, 2017.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal the Linnean Society**, v. 161, n. 2, p. 105-121, 2009.
- BARROS, F. V. *et al.* Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1253-1266, 2019.
- BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v.15, n. 1, p.40-42. 1965.
- BURSLEM, D. F. R. P.; WHITMORE, T. Species diversity, susceptibility to disturbance and tree population dynamics in tropical rain forests. **Journal of Vegetation Science**, v. 10, n. 6, p. 767-776, 1999.
- CARDOSO-LEITE, E. *et al.* Fitosifonomia, fitossociologia e conservação da vegetação na Reserva Biológica da Serra do Japi, Jundiá, SP. **Naturalia**, v. 27; p. 165-200, 2002.
- COLWELL, R. K. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versão 9. 2013. Disponível em: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>. Acesso em: 17 fev. 2019.
- CORDEIRO, S. A.; SOUZA, C. C.; MENDONZA, Z. M. S. H. Florestas Brasileiras e as mudanças climáticas. **Revista Científica Eletrônica de Engenharia Florestal**, v. 11, p. 1-20, 2008.
- COSTA, J. P. R.; MORAES, J. C. Médias mensais de variáveis meteorológicas. *In: LISBOA, P. L. B. (org.). **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2002. p. 225-232.*

COSTA, R. F. *et al.* Projeto LBA/Esecaflor em Caxiuanã: características, atividades e resultados. In: SEMINÁRIO DE 10 ANOS DE ATIVIDADES DA ESTAÇÃO CIENTÍFICA FERREIRA PENNA, 2003, Caxiuanã. [Anais...]. Caxiuanã: editora, 2003. p. 00-00.

COSTA, R. F. *et al.* Transpiração em espécie de grande porte na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v.11, n. 2, p.180-189, 2007.

DOUGHTY, C. E. *et al.* Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. **Nature**, v. 519, n. 7541, p. 78-82, 2015.

ESPÍRITO-SANTO, F. D. B. *et al.* Análise da composição florística e fitossociológica da floresta nacional do Tapajós com o apoio geográfico de imagens de satélites. **Acta Amazonica**, v. 35, n. 2, p. 155-173, 2005.

FÁVERO, A. A. *et al.* Distribuição de abundância de espécies da comunidade arbórea do topo de um morro na floresta estacional subtropical. **Ciência Rural**, v. 45, n. 5 p. 806-813, 2015.

FEELEY, K. J. *et al.* Directional changes in the species composition of a tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 4, p. 871-882, 2011.

FELDPAUSCH, T. R. *et al.* Amazon forest response to repeated droughts. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 7, 964-982, 2016.

HAMMER, O.; HARPER D. A. T.; RYAN P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, v. 4, n. 1, p. 1-9, 2001.

HEWITT, J. E; THRUSH, S. F; ELLINGSEN, K. E. The role of time and species identities in spatial patterns of species richness and conservation. **Conservation Biology**, v. 30, n. 5, p. 1080-1088, 2016.

HILL, M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. **Ecology**. v. 54, n. 2, p. 427-432, 1973.

HUNTINGFORD, C. *et al.* Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. **Nature Geoscience**, v. 6, n. 4, p. 268-273, 2013.

ICMBIO. **Plano de Manejo da Floresta Nacional de Caxiuanã - PA**: Volume de Diagnóstico. Brasília, DF. 2012. Disponível em: <https://bit.ly/3gufA1W>. Acesso em: 17 fev. 2019.

JENTSCH, A.; KREYLING, J.; BEIERKUHNLEIN, C. A new generation of climate-change experiments: events, not trends. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 5, n. 7, p. 365-374, 2007.

LAURANCE, W. F. *et al.* Rapid decay of tree-community composition in Amazonian forest fragments. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.103, n. 50, p. 19010-19014, 2006.

LAURANCE, W. F. *et al.* Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. **Nature**, v. 428, n. 6979, p. 171-175, 2004.

LISBOA, P. L. B.; SILVA, A. S. L.; ALMEIDA, S. S. Florística e Estrutura dos Ambientes: A diversidade florística em Caxiuanã. In: LISBOA, P. L. B. **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 1997. p. 163-193.

MAGURRAN, A. E. **Measuring biological diversity**. Malden, MA: Blackwell Publishing, 2006. 256 p.

MAGURRAN, A. E. **Medindo a diversidade biológica**. UFPR, 2013. 261 p.

MEIR, P. *et al.* The fate of assimilated carbon during drought: impacts on respiration in Amazon rainforests. **Philosophical Transactions of The Royal Society**, v. 363, n. 1498, p. 1849-1855, 2008.

MEWS, H. A.; MARIMON, B. S.; RATTER, J. A. Observations on the vegetation of Mato Grosso, Brazil. V. Changes in the woody species diversity of a forest in the cerrado amazonian forest transition zone and notes on the forests of the region. **Edinburgh Journal of Botany**, v. 69, n. 2, p. 239-253, 2012.

NEGRELLE, R. R. B. Espécies raras da Floresta Pluvial Atlântica? **Biotemas**, v. 14, n. 2, p. 7-21, 2001.

NEPSTAD, D. C. *et al.* The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of na Amazon Forest. **Journal of Geophysical Research**, v. 107, n. D20, p. 1-18, 2002.

NEWBERY, D. M., LINGENFELDER, M. Plurality of tree species responses to drought perturbation in Bornean tropical rain forest. **Plant Ecology**, v. 201, n. 1, p. 147-167, 2008.

OKSANEN, J. *et al.* vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6. 2019. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: 17 fev. 2019.

OLIVEIRA, A. A. R. **Estudo de respiração do solo na Floresta Nacional de Caxiuanã, projeto Esecafior/LBA**. 2014. 62 f. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Oeste do Pará, Santarém, 2014.

OLIVEIRA, A. N. D. *et al.* Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 38, n. 4, p. 627-641, 2008.

PAULA, A. *et al.* Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma floresta estacional semidecidual, Viçosa. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 3, p. 407-423, 2004.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344-1347, 2009.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought-mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631-646, 2010.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, versão 3.5.3. 2018. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/>. Acesso em: 17 fev. 2019.

RIBEIRO, J. E. L. S. *et al.* **Flora da Reserva Ducke**. Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme na Amazônia Central. INPA-DFID, Manaus, 1999. 800 p.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan; 1996.

RUIVO, M. L. P., CUNHA, E. S. Mineral and organic components in archaeological black earth and yellow latosol in Caxiuanã, Amazon, Brazil. *In*: TIEZZI, E.; BREBBIA, C. A.; USO, J. L. (Eds). **Ecosystems And Sustainable Development**, Witt Press, Southhampton, Uk, 2003. p.1113-1121.

RUIVO, M. L. P. *et al.* Propriedades do solo e fluxos de CO₂ em Caxiuanã, Pará: Experimento LBA-ESECAFLOR. *In*: KLEIN, E. L.; VASQUEZ, M. L.; ROSA-COSTA, L. T. **Contribuições à geologia da Amazônia**, (CGA-3), Belém: Sociedade Brasileira de Geologia, 2002. p. 291-299.

SALOMÃO, R. P.; JÚNIOR, S. B.; SANTANA, A. C. Análise da florística e estrutura de floresta primária visando a seleção de espécies-chave, através de análise multivariada, para a restauração de áreas mineradas em unidades de conservação. **Revista Árvore**. v. 36, n. 6, p. 989-1007, 2012.

SILVA, N. R. S. **Florística e estrutura horizontal de uma floresta estacional semidecidual Montana-Mata do Juquinha de Paula, Viçosa, MG**. 2002. 68 f. Tese de doutorado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2002.

SILVA, W. A. S. *et al.* Composição e diversidade florística em um trecho de floresta de terra firme no sudoeste do Estado do Amapá, Amazônia Oriental, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 4, n. 3, p. 31-36, 2014.

SMITH, M. D. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 656-663, 2011.

SOUZA, F. C. **Dinâmica de uma floresta de terra firme na Estação Experimental de Silvicultura Tropical, Manaus-Amazonas**. 2012, 111 f. Dissertação de mestrado. INPA, Manaus, 2012.

SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. **Journal of Tropical Ecology**, v. 3, n. 4, p. 359-366, 1987.

TABARELLI, M. *et al.* **PELD-CNPq: dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração do Brasil: achados, lições e perspectivas**. Universitária UFPE, 2013. 446 p.

TILMAN, D. *et al.* Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. **Science**, v. 294, n. 5543, p. 843-845, 2001.

TÓTHMÉRÉSZ, B. Comparison of different methods for diversity ordering. **Journal of Science**, v. 6, n. 2, p. 283-290, 1995.

VIANA, J. S. *et al.* Comparação estrutural e florística entre os ambientes de terra firme e igapó do entorno da Estação Científica Ferreira Penna - ECFPn. *In: SEMINÁRIO DE 10 ANOS DE ATIVIDADES DA ESTAÇÃO CIENTÍFICA FERREIRA PENNA*, 2003, Caxiuanã. [Anais...]. Caxiuanã: editora, 2003.

WHITTAKER, R. J.; WILLIS, K. J.; FIELD, R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. **Journal of Biogeography**, v. 28, n. 4, p. 453-470, 2001.

CAPÍTULO 3 INCREMENTO DIAMÉTRICO DE GRUPOS DE ESPÉCIES E A RELAÇÃO COM VARIÁVEIS CLIMÁTICAS EM UMA FLORESTA PRIMÁRIA DE TERRA FIRME EM CAXIUANÃ, PARÁ³

RESUMO

Este trabalho propõe avaliar o incremento diamétrico de grupos de espécies vegetais em sítios sob duas condições ambientais, uma sem exclusão hídrica (A) e outra com exclusão hídrica (B) durante o período de 2005 a 2008, verificando a correlação existente do incremento diamétrico com as variáveis meteorológicas temperatura média, velocidade do vento e radiação fotossintética ativa. Nas áreas A e B foram monitorados 378 e 356 indivíduos vegetais, respectivamente, através de cintas dendométricas. As espécies foram agrupadas por classes de diâmetros e por densidade da madeira. O comportamento do incremento médio diamétrico das árvores foi diferente entre as classes de diâmetro e entre as classes de densidade da madeira nas duas áreas analisadas. Nas áreas A e B observou-se que os indivíduos agrupados na classe alta de diâmetro tenderam a apresentar uma média de incremento diamétrico anual maior em relação às outras classes diamétricas média e baixa, já os indivíduos agrupados dentro das classes baixa e alta de densidade de madeira apresentaram o maior e menor valor de média de incremento anual, respectivamente. As variáveis meteorológicas velocidade do vento e temperatura média apresentaram correlações negativas e significativas com o incremento diamétrico mensal por classes de diâmetros e por densidade, já a radiação fotossintética ativa não apresentou correlação significativa. Considerando que as árvores pertencentes a classe alta de diâmetro e as agrupadas dentro da classe baixa de densidade, uma vez que mesmo submetidas ao déficit hídrico continuaram a ter uma média maior com uma variação menor de incremento diamétrico em relação às outras classes, é possível inferir que elas sejam mais resistentes a deficiência hídrica do que as árvores pertencentes a outras classes diamétricas e de densidade da madeira. Palavras-chaves: Crescimento, classes diamétricas, densidade da madeira.

³ Artigo será submetido a Revista Brasileira de Ciências Ambientais.

ABSTRACT

This work proposes the plant species' groups' diametric increase evaluation in sites under two environmental conditions: without water exclusion (A), and with water exclusion (B). During the period from 2005 to 2008, also to verify the existing diametric increase correlation with the meteorological variables average temperature, wind speed, and active photosynthetic radiation. In areas A and B, 378 and 356 plant individuals were monitored, respectively, using dendrometric bands. The species were grouped by diameter classes and wood density. The trees average diametric increment behavior was different between diameter and wood density classes' in the two analyzed areas. In areas A and B, it was observed that individuals grouped in the upper diameter class tended to have a higher average annual diameter increase than other medium and low diameter classes, and individuals grouped within the low and high classes of wood density presented the highest and lowest average annual increment value, respectively. The meteorological variables, wind speed and average temperature, showed negative and significant correlations with the monthly diametric increase by diameter and density classes, whereas the active photosynthetic radiation did not present a significant correlation. Considering that the trees belonging to the high diameter class and those grouped within the low- density class, since even submitted to water deficit, continued to have a higher average with a smaller variation of diametric increase concerning the other classes, it is possible to infer that they are more resistant to water deficiency than trees belonging to other diametric and density classes of wood.

Keywords: Growth, diametric classes, wood density.

3.1 Introdução

As florestas primárias e, em especial, a amazônica, retornam ao centro das atenções do mundo por discussões acerca do papel intrínseco das florestas sobre as mudanças climáticas globais. Esse debate acabou trazendo à tona o papel ambíguo da floresta no processo de interação com o clima, pois às vezes a floresta é fonte de gases de efeito estufa durante o processo de uso alternativo do solo e em outros momentos funciona como sumidouro, quando está sob as condições naturais ou mesmo sob manejo florestal sustentável (HIGUCHI et al., 2011).

As florestas tropicais têm um papel fundamental na questão das mudanças climáticas e a principal razão de sua importância é o estoque de carbono que elas contêm através do processo fotossintético realizado pelas plantas. Por meio desse processo, as florestas absorvem o carbono da atmosfera na forma de gás carbônico e liberam o oxigênio, distribuindo posteriormente esse carbono absorvido para todas as partes das plantas (CAMPOS; HIGUCHI, 2009). A Floresta Amazônica representa 45% do total de florestas tropicais do mundo e estocam um quinto do carbono total da vegetação terrestre global (MALHI et al., 1998; SOTTA et al., 2007).

Dessa maneira, as florestas da Amazônia funcionam como mitigadoras decorrente do aumento de concentração de gases de efeito estufa na atmosfera, entretanto, elas podem estar sendo afetadas pelas mudanças climáticas globais, principalmente por conta da falta ou do excesso de chuvas. Estando sujeitas a variabilidade climática natural na forma de ciclos plurianuais causada por anomalias da temperatura da superfície dos oceanos tropicais do Pacífico Tropical (El Niño/La Niña) e do Atlântico Tropical, que tem ocasionado deficiência e excesso de chuvas em toda a região amazônica, e de tempos em tempos, vem provocando secas e inundações (MORENGO; NOBRE; TOMASELLA, 2008; MORENGO; ESPINOZA, 2016; TOMASELLA et al., 2010).

Esses eventos supracitados produzem impactos, à exemplo do aumento do risco de incêndios florestais, aquecimento extremo e inundações, que podem afetar a população humana, a flora e a fauna de lagos e rios (BRANDO et al., 2014). Ademais, de acordo com Aragão et al. (2014), as atividades antrópicas, como o desmatamento da Amazônia, podem potencializar o impacto das causas naturais alongando a duração da estação seca e aumentando o risco de incêndio nas florestas.

Para que se possa inferir sobre o comportamento das plantas frente às mudanças climáticas globais, é necessário conhecer mais sobre como elas responderão ao aumento de temperatura e, também, às mudanças na disponibilidade hídrica (GRADIS; GODOI;

BUCKERIDGE, 2010). O crescimento das plantas sofre influência de variáveis climáticas como precipitação, temperatura, luz, e sob determinadas condições, um ou múltiplos fatores podem prevalecer sobre os outros e influenciar de forma determinante os mecanismos que regulam o crescimento (IWASAKI-MAROCHI, 2007).

As altas temperaturas (CLARK et al., 2003; CLARK et al., 2010) e o déficit hídrico durante a seca, causam uma redução no incremento em diâmetro das árvores (BRANDO et al., 2008; WORBES, 1999). O aumento da temperatura, mesmo em poucos graus (1° a 2 °C) aumentam a respiração das árvores, com consequente diminuição no incremento em diâmetro, alterando a produtividade florestal (CLARK et al., 2010; GLINIARS et al., 2013).

Existem diferentes estratégias das espécies e até entre os indivíduos de uma mesma espécie no que se referem às suas respostas em termos de crescimento (ANDRADE; HIGUCHI, 2009). Diante disso, traços biológicos das árvores associados à taxa potencial de crescimento como a área foliar específica, densidade da madeira e tamanho da árvore, também afetam os padrões de incremento do caule (MÉNDEZ, 2018). Sendo assim, existe uma relação direta entre o incremento diamétrico das árvores e o tamanho do diâmetro do tronco (CLARK, D. A; CLARK, D. B., 1999), e por outro lado, existe uma relação inversa entre as taxas de crescimento do caule e a densidade da madeira (CHAVE et al., 2009).

Ademais, mudanças de crescimento do caule podem causar alterações na dinâmica e estrutura da comunidade (WAGNER et al., 2014) e nos ciclos atmosféricos e biogeoquímicos (MCMAHON et al., 2010). É de grande importância entender a resposta do crescimento das árvores em florestas tropicais, de secas extremas à variações sazonais do clima, para contribuir com modelos ecossistêmicos e terrestres (POORTER et al., 2010) e prever respostas futuras às mudanças climáticas.

Os efeitos do período seco sobre a produtividade e alocação de carbono pelas árvores da Floresta Amazônica, são pouco conhecidos (BRANDO et al., 2008). Desse modo, a determinação de como a Floresta Amazônica reage às mudanças climáticas, por exemplo, com aumento na temperatura e redução da precipitação, é de fundamental importância para o entendimento de como esse ecossistema pode contribuir com o balanço global do carbono a partir de possíveis alterações ambientais (DIAS, 2009).

Desse modo, estudos que avaliem o crescimento em diâmetro, das árvores, sob diferentes influências de variáveis ambientais, são importantes para subsidiar tal entendimento a respeito do comportamento de espécies vegetais. Nesse sentido, este estudo baseou-se num experimento denominado de Esecaflo (Estudo de seca da floresta), o qual buscou simular período de seca por meio da exclusão de água do solo tentando simular a ausência de chuva

ocasionada pela ocorrência do El Niño. Assim sendo, este estudo propõe-se avaliar o incremento diamétrico de grupos de espécies vegetais em sítios sob duas condições ambientais, uma com exclusão de parte da precipitação pluvial e outra sob condições naturais sem a exclusão hídrica, verificando a correlação existente do incremento diamétrico de grupos de espécies com as variáveis meteorológicas temperatura média, velocidade do vento e radiação fotossintética ativa.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Caracterização da área de estudo

O estudo foi desenvolvido em floresta primária de terra firme na Estação Científica Ferreira Pena (ECFPn), pertencente ao Museu Paraense Emílio Goeldi, localizada dentro da Floresta Nacional (Flona) de Caxiuanã (latitude: 01°42'30" S e longitude: 51°31'45" W).

Segundo a classificação de Köppen, a região de Caxiuanã possui o tipo climático “Am”, um clima tropical quente com curto período de estiagem, sendo apresentado um período mais chuvoso de dezembro a maio e um período mais seco de agosto a novembro. A temperatura média anual é por volta de 26,7 °C, os valores médios de temperatura mínima de 23 °C e máxima de 32,7 °C. A umidade relativa do ar fica em torno de 87% (COSTA; MORAES, 2002).

A floresta densa de terra firme é o ambiente mais extenso e diverso da ECFPn, ocupando aproximadamente 85% da área, a qual cresce em latossolos amarelos de origem terciária, com textura argilo-arenosa, profundos e oligotróficos (ALMEIDA et al., 1993). Segundo Viana et al. (2003), a floresta de terra firme na região de Caxiuanã é constituída de árvores emergentes de altura que variam entre 40 a 50 m, de dossel com 30 a 35 m, de sub-dossel que apresentam de 20 a 25 m e de estrato inferior (pisos) com altura de aproximadamente 5 m.

3.2.2 Amostragem e coleta de dados

A realização dessa pesquisa se deu a partir dos dados coletados no sítio de pesquisa localizado dentro da área da ECFPn pertencente ao projeto “Estudo da Seca da Floresta” (ESECAFLOR) desenvolvido no âmbito do programa LBA (Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia). O experimento ESECAFLOR foi proposto para investigar a influência da exclusão de água no solo sobre o fluxo de água e dióxido de carbono na floresta,

com o intuito de simular a ocorrência de um evento de El Niño que tem a capacidade de provocar seca anômala em determinadas áreas na Amazônia (MEIR et al., 2002; 2003).

A coleta de dados foi realizada em uma área denominada de A (sem exclusão hídrica) e em outra cuja denominação foi B (com exclusão hídrica). Neste estudo foram mensuradas todas as espécies vegetais com o diâmetro à altura do peito (DAP ≥ 10 cm). A coleta de dados ocorreu durante o período de 2005 a 2008, em que foram instaladas cintas dendométricas no caule de espécies vegetais para o monitoramento da medição mensal do incremento diamétrico por meio da utilização de um paquímetro digital. Sendo que na área A e B foram monitorados 378 e 356 indivíduos vegetais, respectivamente.

A exclusão de água da chuva na área B se deu a partir da instalação de uma cobertura de aproximadamente 5.000 painéis de 0,50 x 3,0 metros de revestimento plástico transparente, com estrutura de madeira, os quais foram instalados a uma altura de 1,5 a 4 metros acima do solo. Essa cobertura foi mantida permanentemente limpa, havendo substituição dos painéis em caso de danos causados pela queda de galhos, frutos e, eventualmente, árvores (COSTA et al., 2007). Para maiores detalhes, Costa et al. (2007) descreve todo o restante da estrutura física do experimento ESECAFLOR.

A identificação das espécies foi realizada por um identificador botânico, porém nem todas puderam ser identificadas devido a ausência de coleta de material reprodutivo das plantas. As espécies identificadas de todas as amostras foram registradas em famílias reconhecidas pelo Angiosperm Phylogeny Group III (APG III, 2009). Os nomes científicos das espécies foram confirmados e atualizados com o banco de dados da The Plant List (<http://www.theplantlist.org>).

As espécies foram agrupadas por classes de diâmetros e de densidade da madeira conforme Méndez (2018). As classes de diâmetros foram as seguintes: classe baixa ([10 cm, 30 cm)); classe média ([30 cm, 50 cm)) e classe alta (≥ 50 cm). A densidade foi classificada em nas seguintes classes: densidade baixa ($< 0,55$ g/cm³), densidade média ($0,55$ g/cm³ $\leq d < 0,75$ g/cm³) e densidade alta ($\geq 0,75$ g/cm³). Essas classes foram escolhidas para permitir a comparação dos resultados deste estudo com outras publicações. A densidade da madeira das espécies foi obtida com base no banco de dados disponível em <http://db.worldagroforestry.org/species>, e os dados ausentes foram obtidos dos seguintes trabalhos publicados: Silva et al. (2015), Carneiro et al. (2019), Paula e Costa (2011), Lorenzi (2016) (apêndices A e B).

Os dados meteorológicos de temperatura média, radiação fotossintética ativa e velocidade do vento durante o período de 2005 a 2008 foram obtidos por estações automáticas localizadas sobre uma torre de ferro galvanizado com dimensões de 1,2 x 2,5 x 30 m de largura,

comprimento e altura, respectivamente, sustentada por cabos de aço estendidos de diferentes alturas até o solo.

3.2.3 Análise de dados

Os dados da comunidade foram analisados durante o período de 2005 a 2008 em quatro intervalos distintos: 2005-2006, 2006-2007, 2007-2008 e 2005-2008.

Para determinar se houve diferença significativa entre o incremento médio mensal, entre as diferentes classes de diâmetros e de densidade da madeira e entre os intervalos de anos analisados nas duas áreas de estudo, foi utilizada o método de análise de variância de um critério. O incremento diamétrico mensal dos indivíduos por classes de diâmetro e de densidade da madeira foi correlacionado com as variáveis meteorológicas como temperatura média, radiação fotossintética ativa e velocidade do vento por meio da correlação de Pearson para todo o período de estudo de 2005 a 2008. O grau de dependência entre a variável dependente incremento médio mensal em todas as classes de diâmetros e de densidade da madeira com as variáveis independentes meteorológicas, foi medido pelo modelo de regressão simples quando as variáveis em questão apresentavam correlação significativa pelo estimador de correlação de Person. Todos os testes foram realizados pelo BioEstat 5.0.

3.3 Resultados

3.3.1 Incremento diamétrico por classes de diâmetro

O incremento anual das espécies diferiu significativamente entre as três classes de diâmetro das árvores para os períodos dos anos de 2005 a 2006 ($F = 3,7068$, $p = 0,0247$), 2007 a 2008 ($F = 4,1909$, $p = 0,0156$) e 2005 a 2008 ($F = 3,9012$, $p = 0,0205$) na área A, não havendo diferença significativa para o período de 2006 a 2007 ($F = 0,3792$, $p = 0,6903$). As diferenças das médias de incremento entre as classes foram significativas somente entre a classe baixa de diâmetro versus classe média para os períodos de 2005 a 2006 ($Q = 3,3467$, $p < 0,05$) e 2005 a 2008 ($Q = 3,4714$, $p = < 0,05$) (Tabela 1).

O incremento anual das espécies não diferiu significativamente entre as três classes de diâmetro das árvores para os períodos dos anos de 2005 a 2006 ($F = 0,4689$, $p = 0,6321$), 2006 a 2007 ($F = 0,333$, $p = 0,7221$), 2007 a 2008 ($F = 0,8164$, $p = 0,5535$) e 2005 a 2008 ($F = 0,2144$,

$p = 0,6321$) na área B, portanto, não houve diferença de incremento médio entre as classes diamétricas baixa, média e alta (Tabela 2).

Nas áreas A e B foi observado, para os períodos analisados, que os indivíduos agrupados na classe alta de diâmetro tenderam a apresentar uma média de incremento diamétrico anual maior em relação as outras classes diamétricas menores, muito embora as médias de incremento entre as classes diamétricas não tenham sido significativas para a área B. Além disso, observou-se uma tendência a diminuição do incremento médio anual na área B e um aumento dele na área A em todas as classes durante os períodos de estudo (Tabela 3 e 4).

Tabela 1- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de diâmetros durante os períodos de estudo na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica um valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

Fonte de variação	Graus de liberdade (GL)	Soma dos quadrados (SQ)	Quadrado médio (QM)	F	p
2005-2006					
Entre grupos de diâmetro	2	10,05	5,02	3,707	0,025*
Dentro de grupos (resíduos)	375	508,11	1,36		
Média (classe diâmetro baixa)	1,58				
Média (classe diâmetro média)	1,97				
Média (classe diâmetro alta)	2,09				
2006-2007					
Entre grupos de diâmetro	2	1,17	0,59	0,379	0,690 ns
Dentro de grupos (resíduos)	375	579,33	1,55		
2007-2008					
Entre grupos de diâmetro	2	12,22	6,11	4,19	0,016*
Dentro de grupos (resíduos)	375	546,49	1,46		
Média (classe diâmetro baixa)	1,69				
Média (classe diâmetro média)	2,03				
Média (classe diâmetro alta)	2,46				

Tabela 1- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de diâmetros durante os períodos de estudo na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica um valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

Fonte de variação	Graus de liberdade (GL)	Soma dos quadrados (SQ)	Quadrado médio (QM)	F	p
2005-2008					
Entre grupos de diâmetro	2	13,59	6,80	3,901	0,021*
Dentro de grupos (resíduos)	375	653,14	1,74		
Média (classe diâmetro baixa)	1,89				
Média (classe diâmetro média)	2,35				
Média (classe diâmetro alta)	2,46				
Teste Tukey					
2005-2006					
	Diferença entre médias	Q	p		
classe de diâmetro baixa x classe de diâmetro média	0,39	3,35	< 0,05*		
classe de diâmetro baixa x classe de diâmetro alta	0,51	2,17	ns		
classe de diâmetro média x classe de diâmetro alta	0,11	0,44	ns		
2007-2008					
	Diferença entre médias	Q	p		
classe de diâmetro baixa x classe de diâmetro média	0,34	2,80	ns		
classe de diâmetro baixa x classe de diâmetro alta	0,77	3,20	ns		
classe de diâmetro média x classe de diâmetro alta	0,43	1,65	ns		
2005-2008					
	Diferença entre médias	Q	p		
classe de diâmetro baixa x classe de diâmetro média)	0,46	3,47	< 0,05*		
classe de diâmetro baixa x classe de diâmetro alta	0,57	2,16	ns		
classe de diâmetro média x classe de diâmetro alta	0,11	0,37	ns		

Tabela 2- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de diâmetros durante os períodos de estudo na área B da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

Fonte de variação	Graus de liberdade (GL)	Soma dos quadrados (SQ)	Quadrado médio (QM)	F	p
2005-2006					
Entre grupos de diâmetro	2	0,89	0,45	0,469	0,632 ns
Dentro de grupos (resíduos)	353	336,34	0,95		
2006-2007					
Entre grupos de diâmetro	2	0,61	0,30	0,333	0,722 ns
Dentro de grupos (resíduos)	353	322,62	0,91		
2007-2008					
Entre grupos de diâmetro	2	2,39	1,19	0,816	0,554 ns
Dentro de grupos (resíduos)	353	516,46	1,46		
2005-2008					
Entre grupos de diâmetro	2	0,52	0,26	0,214	0,632 ns
Dentro de grupos (resíduos)	353	424,82	1,20		

Tabela 3- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 378 indivíduos categorizados por classes diamétricas da área A durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.

Classes de diâmetro (cm)	N. ind.	2005-2006	2006-2007	2007-2008	2005-2008
Baixa [10, 30)	307	1,58	1,41	1,69	1,89
Média [30, 50)	58	1,97	1,57	2,03	2,35
Alta ≥ 50	13	2,09	1,42	2,46	2,45
Soma	378	5,64	4,40	6,18	6,69

Tabela 4- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 356 indivíduos categorizados por classes diamétricas da área B durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.

Classes de diâmetro (cm)	N. ind.	2005-2006	2006-2007	2007-2008	2005-2008
Baixa [10, 30)	287	1,94	1,70	1,59	2,15
Média [30, 50)	58	2,08	1,66	1,43	2,17
Alta ≥ 50	11	2,04	1,91	1,91	2,37
Soma	356	6,06	5,27	4,93	6,69

3.3.2 Incremento diamétrico por classes de densidade da madeira

O incremento anual por classes de densidade da madeira das árvores na área A apresentou-se significativamente distinto nos períodos analisados de 2005 a 2006 ($F= 6,7530$, $p= 0,018$), 2006 a 2007 ($F= 9,0755$, $p= 0,003$), 2007 a 2008 ($F= 9,8713$, $p= 0,002$) e 2005 a 2008 ($F= 8,974$, $p= 0,0007$). As diferenças entre as médias das classes de densidade da madeira foram importantes para todos os grupos de densidade em todos os períodos analisados, com exceção da diferença entre as médias das classes de densidade média versus densidade alta no período de 2005 a 2006 (Tabela 5).

O incremento anual por classes de densidade da madeira na área B também apresentou expressiva diferença nos períodos analisados de 2005 a 2006 ($F= 7,003$, $p= 0,001$), 2006 a 2007 ($F= 7,382$, $p= 0,001$), 2007 a 2008 ($F= 7,481$, $p= 0,001$) e 2005 a 2008 ($F= 6,837$, $p= 0,001$). As diferenças entre as médias das classes de densidade da madeira foram significativas para todos os grupos de densidade em todos os períodos analisados (Tabela 6).

Nas áreas A e B observou-se, em todos os períodos analisados, que os indivíduos agrupados dentro da classe baixa e alta de densidade de madeira apresentaram o maior e menor valor de média de incremento anual, respectivamente (Tabela 7 e 8). Além disso, notou-se uma tendência a diminuição do incremento médio anual na área B, em todas as classes, durante os períodos de estudo.

Tabela 5- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de densidade da madeira durante os períodos de estudo na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica um valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

Fonte de variação	Graus de liberdade (gl)	Soma dos quadrados (SQ)	Quadrado médio (QM)	F	p
2005-2006					
Entre grupos de densidade	2	12,03	6,02	6,756	0,002*
Dentro de grupos (resíduos)	276	245,81	0,89		
Média (classe densidade baixa)	2,59				
Média (classe densidade média)	2,03				
Média (classe densidade alta)	1,84				
2006-2007					
Entre grupos de densidade	2	16,01	8,00	9,076	0,0003*
Dentro de grupos (resíduos)	276	243,38	0,88		
Média (classe densidade baixa)	2,34				
Média (classe densidade média)	1,80				
Média (classe densidade alta)	1,51				
2007-2008					
Entre grupos de densidade	2	24,95	12,48	9,871	0,0002*
Dentro de grupos (resíduos)	276	348,842	1,26		
Média (classe densidade baixa)	2,3614				
Média (classe densidade média)	1,7706				
2007-2008					
Média (classe densidade alta)	1,3547				
2005-2008					
Entre grupos de densidade	2	17,95	8,97	7,924	0,0007*
Dentro de grupos (resíduos)	276	312,58	1,13		
Média (classe densidade baixa)	2,83				
Média (classe densidade média)	2,28				
Média (classe densidade alta)	1,96				
Teste Tukey					
2005-2006					
	Diferença entre médias	Q	p		
classe densidade baixa x classe de densidade média	0,56	3,92	< 0,05*		
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,75	5,16	< 0,01*		
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,19	2,27	ns		

Tabela 5- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de densidade da madeira durante os períodos de estudo na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica um valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

	Teste Tukey		
	2006-2007		
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média	0,54	3,80	< 0,05*
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,83	5,77	< 0,01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,29	3,51	< 0,05*
2007-2008			
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média	0,59	3,48	< 0,05*
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	1,01	5,82	< 0,01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,42	4,13	< 0,01*
2005-2008			
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média	0,55	3,42	< 0,05*
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,87	5,34	< 0,01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,33	3,42	< 0,05*

Tabela 6- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de densidades da madeira durante os períodos de estudo na área B na Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica um valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

Fonte de variação	Graus de liberdade (GL)	Soma dos quadrados (SQ)	Quadrado médio (QM)	F	p
2005-2006					
Entre grupos de densidade	2	12,45	6,23	7,003	0,001*
Dentro de grupos (resíduos)	276	245,39	0,89		
Média (classe de densidade baixa)	2,59				
Média (classe de densidade média)	2,08				
Média (classe de densidade alta)	1,87				
2006-2007					
Entre grupos de densidade	2	13,17	6,59	7,382	0,001*
Dentro de grupos (resíduos)	276	246,21	0,89		
Média (classe de densidade baixa)	2,34				
Média (classe de densidade média)	1,81				
Média (classe de densidade alta)	1,60				
2007-2008					
Entre grupos de densidade	2	19,22	9,61	7,481	0,001*
Dentro de grupos (resíduos)	276	354,57	1,29		
Média (classe de densidade baixa)	2,36				
Média (classe de densidade média)	1,78				
Média (classe de densidade alta)	1,48				
2005-2008					
Entre grupos de densidade	2	15,60	7,80	6,837	0,001*
Dentro de grupos (resíduos)	276	314,92	1,14		
Média (classe de densidade baixa)	2,83				
Média (classe de densidade média)	2,31				
Média (classe de densidade alta)	2,04				

Tabela 6- Análise de variância de um fator do incremento diamétrico (mm) para as classes de densidades da madeira durante os períodos de estudo na área B na Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica um valor de p não significativo e o asterisco (*) indica um valor de p significativo a nível de 0,05 de significância.

Teste Tukey			
2005-2006			
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média)	0,50	3,40	< 0.05*
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,72	5,11	< 0.01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,22	2,47	ns
2006-2007			
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média	0,53	3,60	< 0.05*
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,75	5,28	< 0.01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,21	2,41	ns
2007-2008			
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média	0,59	3,29	ns
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,88	5,20	< 0.01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,29	2,81	ns
2005-2008			
	Diferença entre médias	Q	p
classe de densidade baixa x classe de densidade média	0,52	3.09	ns
classe de densidade baixa x classe de densidade alta	0,79	4,95	< 0.01*
classe de densidade média x classe de densidade alta	0,27	2,74	ns

Tabela 7- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 345 indivíduos categorizados por classes de densidade da madeira da área A durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.

Classes de densidade da madeira (g/cm ³)	N. ind.	2005-2006	2006-2007	2007-2008	2005-2008
Baixa < 0,55	27	2,59	2,34	2,36	2,83
Média $0,55 \leq db < 0,75$	109	2,03	1,80	1,77	2,28
Alta $\geq 0,75$	209	1,84	1,51	1,35	1,96
Soma	345	6,46	5,65	5,48	7,07

Tabela 8- Incremento diamétrico médio anual (mm) de 279 indivíduos categorizados por classes de densidade da madeira da área B durante os períodos de estudo na Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.

Classes de densidade da madeira (g/cm ³)	N. ind.	2005-2006	2006-2007	2007-2008	2005-2008
Baixa < 0,55	26	2,59	2,34	2,36	2,83
Média $0,55 \leq db < 0,75$	91	2,08	1,81	1,78	2,31
Alta $\geq 0,75$	162	1,87	1,60	1,48	2,04
Soma	279	6,54	5,75	5,62	7,18

3.3.3 Relações de incremento diamétrico mensal das classes de diâmetros e clima

Durante o período de estudo, de 2005 a 2008, a temperatura média mensal apresentou pouca variação, sendo a menor (24,4 °C) no mês de março de 2008 e a maior temperatura (27,2 °C) no mês de novembro de 2005. A radiação fotossinteticamente ativa apresentou o seu valor mínimo (288,89 w/m²) no mês de maio 2008 e o valor máximo (635,31 w/m²) no mês de fevereiro de 2008. A velocidade do vento foi menos intensa (0,39 m/s) no mês de maio de 2008 e mais intensa (1,68 m/s) no mês de janeiro de 2005 (Figura 1).

A média de incremento mensal dos indivíduos da área A foi maior na classe média de diâmetro ([30, 50)) ao longo de 2005 a 2008 seguida das classes alta e baixa, com exceção dos meses de janeiro e março de 2006, em que as médias foram menores quando comparadas com

as médias desses meses na classe baixa de diâmetro, havendo um pico de média de incremento da classe média de diâmetro no mês de dezembro de 2008 (Figura 2). O comportamento do incremento entre as classes diamétricas mostrou uma tendência de maior média de incremento na classe média de diâmetro, seguida das classes alta e baixa.

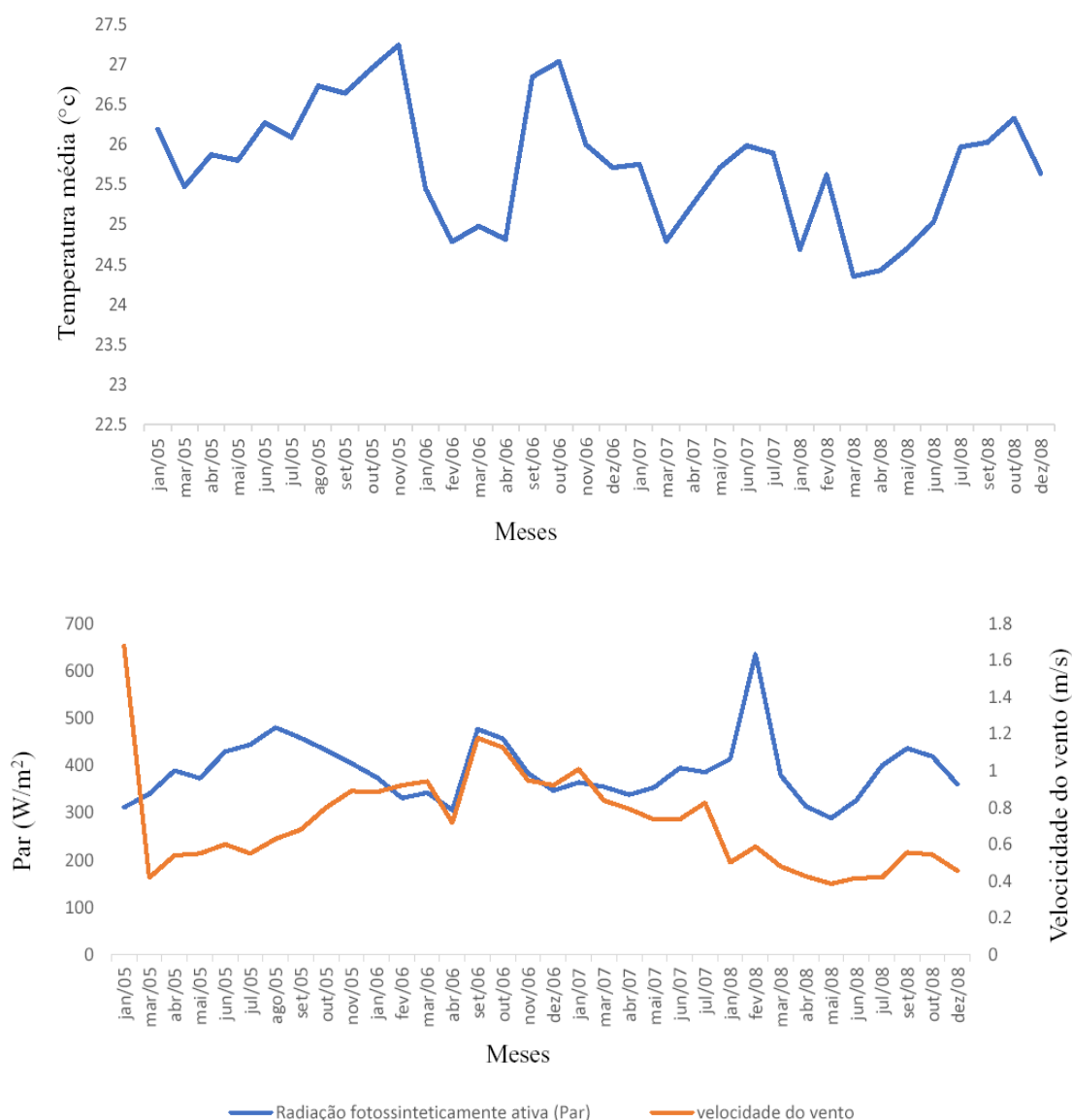
A correlação do incremento diamétrico mensal da classe baixa na área A com temperatura média mensal ($r = -0,39$, $p = 0,024$) e velocidade do vento ($r = -0,61$, $p = 0,0001$) foi significativa e negativa. Já a correlação entre incremento mensal da classe baixa de diâmetro versus radiação fotossinteticamente ativa não foi significativa ($r = 0,017$, $p = 0,922$).

A correlação do incremento mensal da classe média de diâmetro na área A com a temperatura média mensal ($r = -0,29$, $p = 0,094$) e radiação fotossinteticamente ativa ($r = 0,07$, $p = 0,687$) não foi importante, sendo significativa e negativa a correlação entre incremento mensal da classe média com a velocidade do vento ($r = -0,59$, $p = 0,0003$).

A correlação do incremento mensal da classe alta de diâmetro na área A também não foi expressiva com a temperatura média mensal ($r = -0,244$, $p = 0,1643$) e nem com a radiação fotossinteticamente ativa ($r = 0,0278$, $p = 0,8761$), sendo somente significativa e negativa com a velocidade do vento ($r = -0,5163$, $p = 0,0018$).

A análise de regressão simples da área A mostrou que a relação entre incremento mensal da classe baixa de diâmetro com a temperatura média mensal foi significativa ($F = 5,6349$, $p = 0,0225$), com um grau de ajuste do modelo indicado pelo coeficiente de determinação (R^2) de 0,1497. A relação entre incremento mensal da classe baixa de diâmetro com a velocidade do vento foi importante ($F = 18,8370$, $p = 0,0003$), apresentando um coeficiente de determinação de 0,3705. A figura 3 mostra o comportamento das relações dessas variáveis que apresentaram elos significativos.

Figura 1- Comportamento mensal das variáveis climáticas durante o período de 2005 a 2008 nas áreas A e B da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.



A análise de regressão simples da área A mostrou que a relação entre incremento mensal da classe média de diâmetro com a velocidade do vento foi significativa ($F = 16,6667$, $p = 0,0005$) com um coeficiente de determinação de 0,3425. E, também, expressiva relação entre incremento mensal da classe alta de diâmetro com a velocidade do vento ($F = 11,6287$, $p = 0,0021$, $R^2 = 0,2665$) (Figura 3).

Figura 2- Incremento médio mensal por classes de diâmetro durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.



A média de incremento mensal dos indivíduos da área B foi maior na classe alta de diâmetro (≥ 50) ao longo de 2005 a 2008 seguida das classes média e baixa, havendo um pico de média de incremento da classe alta de diâmetro no mês de fevereiro de 2006 e um mínimo no mês de agosto de 2007. O comportamento do incremento entre as classes diamétricas mostrou que a classe alta de diâmetro se destacou em relação as classes média e baixa, as quais tiveram um comportamento semelhante ao longo dos meses, porém abaixo da média da classe alta (Figura 4).

A correlação entre incremento diamétrico mensal por classes diamétricas na área B com as variáveis climáticas não foi significativa (Tabela 9).

3.3.4 Relações de incremento diamétrico mensal das classes de densidades da madeira e clima

O comportamento do incremento entre as classes de densidade da madeira mostrou uma tendência média de incremento mensal maior na classe de densidade baixa ($< 0,55$) ao longo de 2005 a 2008 seguida das classes média e alta, havendo um pico de média de incremento da classe baixa no mês de dezembro de 2008 e um mínimo no mês de janeiro de 2006 (Figura 5).

Tabela 9- Correlação do incremento médio mensal por classes de diâmetro com as variáveis climáticas durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns é valor de p não significativo e Par é a radiação fotossintética ativa.

Pares de correlação	r	p
incremento classe baixa x temperatura média	-0,0208	0,907 ns
incremento classe baixa x Par	-0,0854	0,630 ns
incremento classe baixa x velocidade do vento	-0,2286	0,193 ns
incremento classe média x temperatura média	-0,0426	0,811 ns
incremento classe média x Par	-0,0631	0,722 ns
incremento classe média x velocidade do vento	-0,3186	0,066 ns
incremento classe alta x temperatura média	-0,2354	0,180 ns
incremento classe alta x Par	0,0365	0,837 ns
incremento classe alta x velocidade do vento	-0,2950	0,090 ns

Figura 3- Regressão linear simples da média de incremento mensal por classes de diâmetros e variáveis climáticas na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: A e B (classe diamétrica baixa), C (classe diamétrica média) e D (classe diamétrica alta).

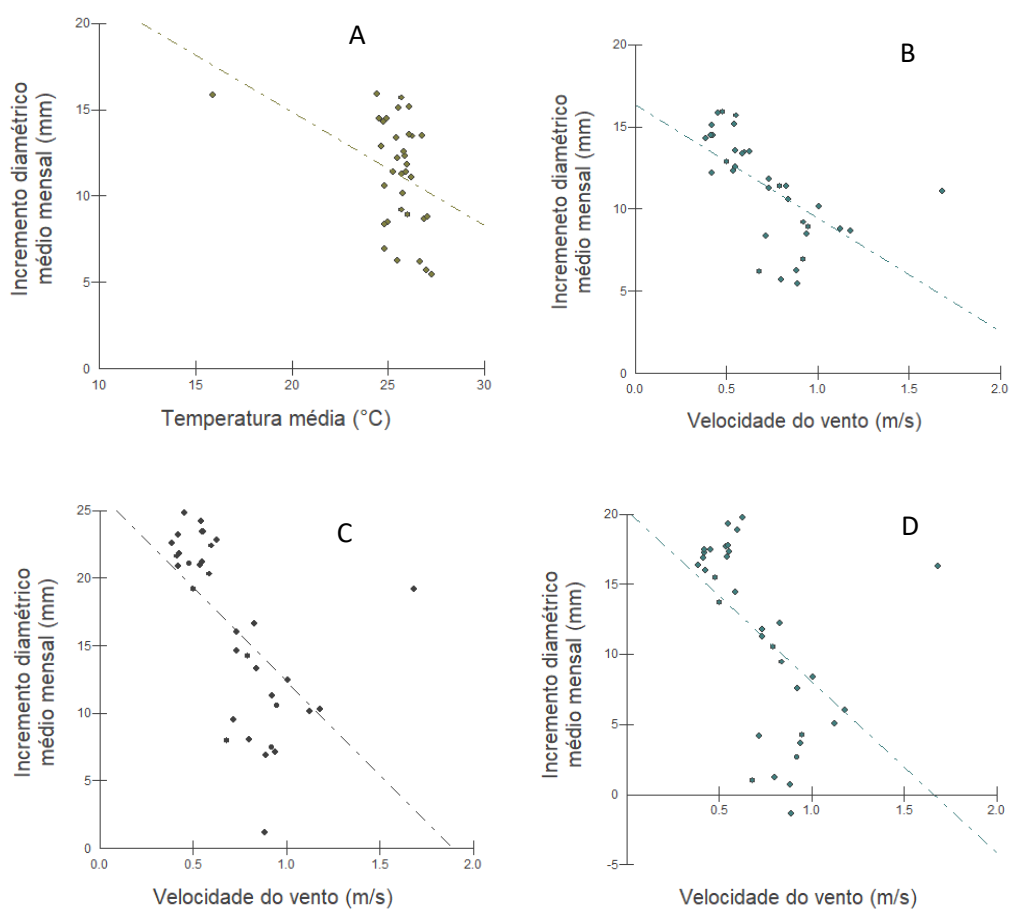
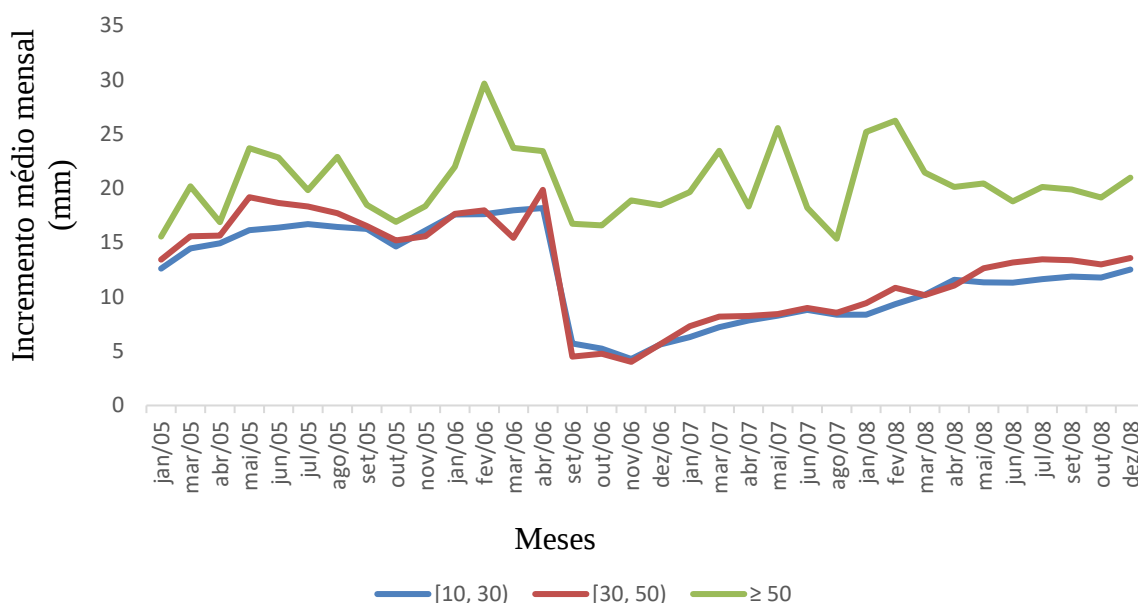


Figura 4- Incremento médio mensal por classes de diâmetro durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.



A correlação de incremento diamétrico mensal na área A da classe baixa de densidade versus temperatura média mensal ($r = -0,4019$, $p = 0,0184$) e incremento mensal da classe baixa de densidade versus velocidade do vento ($r = -0,6179$, $p = 0,0001$) foi significativa e negativa. Já a correlação entre incremento mensal da classe baixa de densidade versus radiação fotossinteticamente ativa não foi significativa ($r = 0,0054$, $p = 0,976$).

A correlação do incremento mensal na área A da classe média de densidade com a temperatura média mensal ($r = -0,3133$, $p = 0,0711$) e com a radiação fotossinteticamente ativa ($r = 0,0132$, $p = 0,941$) não foi significativa, porém, foi negativa e significativa a correlação entre incremento mensal da classe média versus velocidade do vento ($r = -0,5609$, $p = 0,0006$). Já a correlação do incremento mensal da classe alta de densidade versus temperatura média mensal ($r = -0,3936$, $p = 0,0212$) e incremento mensal da classe alta com velocidade do vento ($r = -0,6032$, $p = 0,0002$) foi negativa e significativa.

A análise de regressão simples da área A mostrou que a relação entre incremento mensal da classe baixa de densidade com a temperatura média mensal foi significativa ($F = 6,1648$, $p = 0,0175$), mas o grau de ajuste do modelo foi baixo ($R^2 = 0,1615$), portanto, sendo pouco explicativo. A relação entre incremento mensal da classe baixa de densidade com a velocidade do vento foi significativa ($F = 19,7587$, $p = 0,0002$), apresentando um coeficiente de determinação de 0,3817 (Figura 6).

Figura 5- Incremento médio mensal por classes de densidade da madeira durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área A da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.



A análise de regressão simples da área A mostrou que a relação entre incremento mensal da classe média de densidade com a velocidade do vento foi significativa ($F = 14,6858$, $p = 0,0008$, $R^2 = 0,3146$), e também foi considerada importante entre incremento mensal da classe alta de densidade com temperatura média ($F = 5,8670$, $p = 0,0201$, $R^2 = 0,1549$) e velocidade do vento ($F = 18,3003$, $p = 0,003$, $R^2 = 0,3638$) (Figura 6).

A média de incremento mensal na área B foi maior na classe de densidade baixa ($< 0,55$) ao longo de 2005 a 2008 seguida das classes de densidade média e alta, ocorrendo um pico de média de incremento da classe de densidade baixa no mês de março de 2006 e um mínimo no mês de novembro de 2006. O comportamento do incremento entre as classes de densidades mostrou que a classe baixa se destacou em relação as classes média e alta, conforme mostra a figura 7.

A correlação entre incremento diamétrico mensal por classes de densidades na área B com as variáveis climáticas não foi significativa (Tabela 10).

Figura 6- Regressão linear simples da média de incremento mensal por classes de densidades e variáveis climáticas na área A da Floresta de Terra Firme, Flona de Caxiuanã, Pará. Onde A e B (classe de densidade baixa), C (classe de densidade média), D (classe de densidade alta) e E (classe de densidade alta).

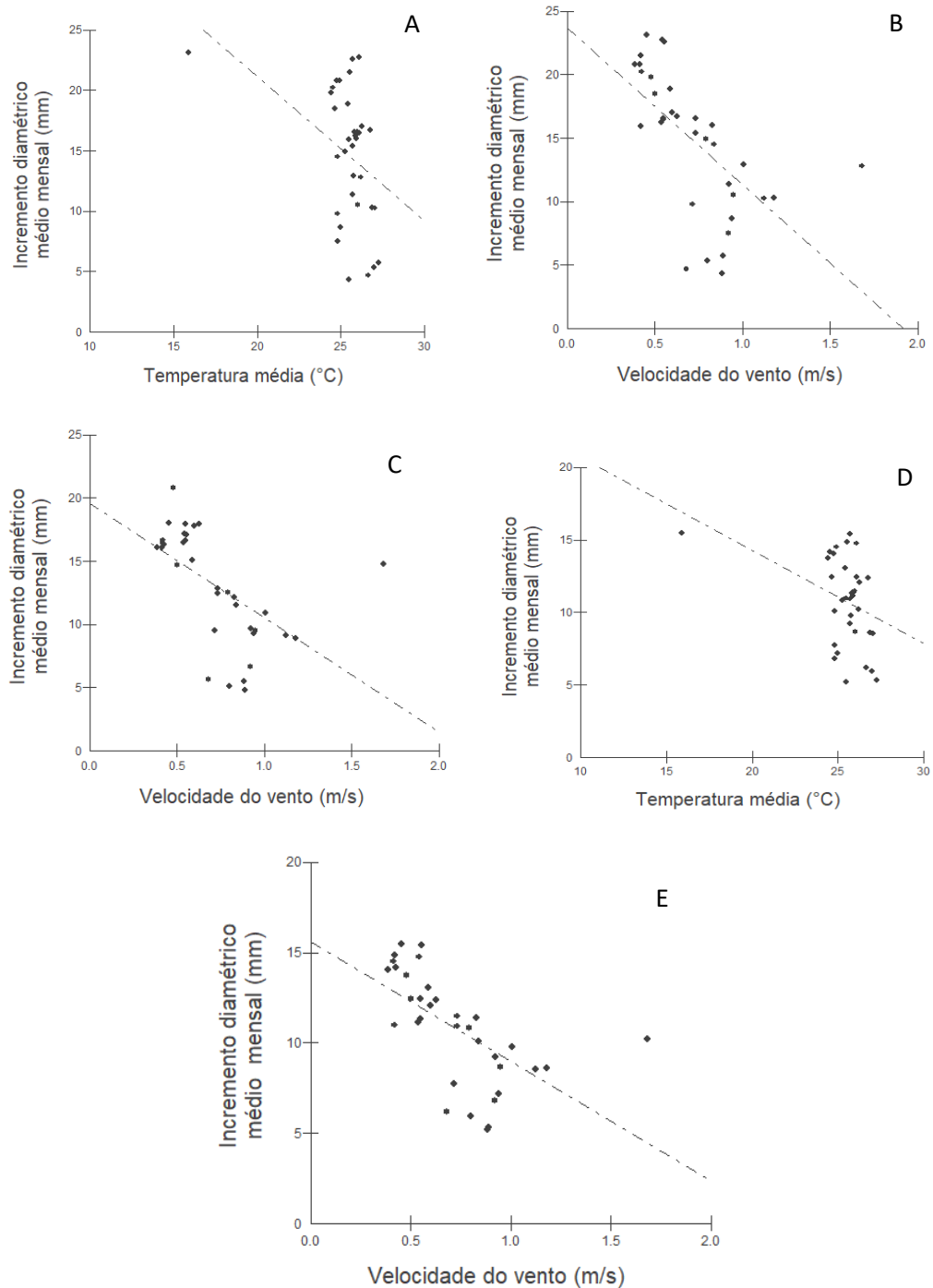


Figura 7- Incremento médio mensal por classes de densidade da madeira durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará.

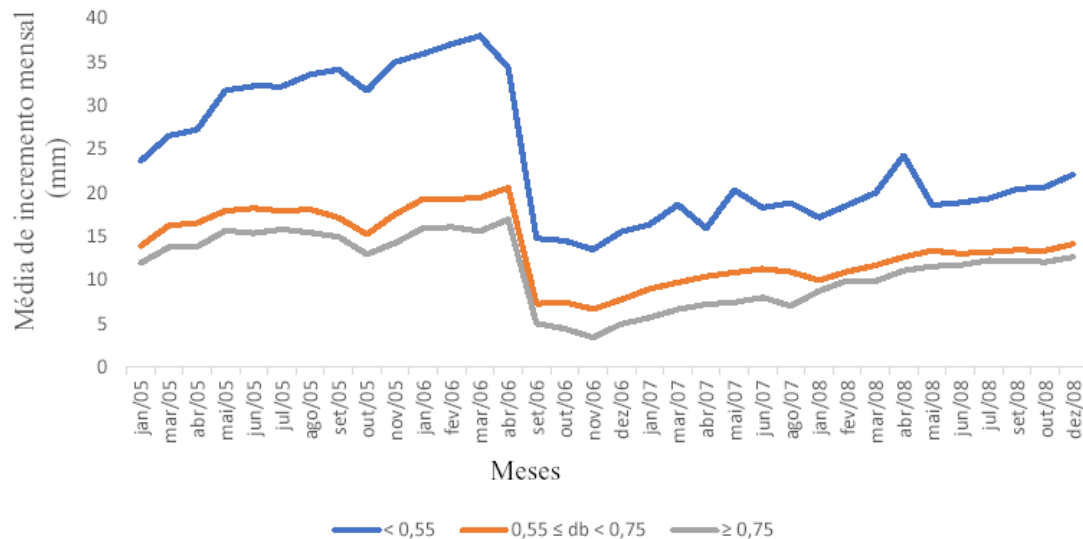


Tabela 10- Correlação do incremento médio mensal por classes de densidade com as variáveis climáticas durante todo o período de estudo de 2005 a 2008 na área B da Floresta de Terra Firme de Caxiuanã, Pará. Onde: ns indica valor não significativo e Par é a radiação fotossintética ativa.

Pares de correlação	r	p
incremento classe baixa x temperatura média	0.09	0.628 ns
incremento classe baixa x Par	-0.05	0.778 ns
incremento classe baixa x velocidade do vento	-0.05	0.761 ns
incremento classe média x temperatura média	-0.03	0.888 ns
incremento classe média x Par	-0.12	0.483 ns
incremento classe média x velocidade do vento	-0.22	0.205 ns
incremento classe alta x temperatura média	-0.08	0.655 ns
incremento classe alta x Par	-0.06	0.727 ns
incremento classe alta x velocidade do vento	-0.33	0.057 ns

3.4 Discussão

Camargo (2018) mostrou em seu estudo de crescimento em diâmetro de espécies na Amazônia Central, que árvores com maior diâmetro à altura do peito apresentaram maior incremento mensal diamétrico, de maneira semelhante ao encontrado no presente estudo, no qual indivíduos agrupados na classe alta de diâmetro apresentaram uma média de incremento anual diamétrico, mantendo esse comportamento no ambiente sob deficit hídrico para todas as classes de diâmetros estudadas, porém havendo uma tendência de diminuição de incremento ao longo do tempo, diferentemente da área sem exclusão hídrica.

Outros estudos vêm mostrando que geralmente as árvores maiores têm taxas de incremento diamétrico mais altas, e têm demonstrado maior variação de crescimento do que as árvores menores (SILVA et al., 2002; VIEIRA et al., 2004). Em um experimento de exclusão de água das chuvas na Floresta Nacional do Tapajós, na Amazônia Central, a taxa de crescimento declinou em árvores maiores, mas não apresentou efeito sobre as árvores de menor porte (BRANDO et al., 2008; COSTA et al., 2010).

Posto que os indivíduos agrupados na classe maior de diâmetro apresentaram uma média de diâmetro anual maior em relação as classes menores, mostrando também a diminuição dessa média ao longo do tempo na área B em todas as classes, é possível inferir que as árvores maiores em diâmetro sejam mais resistentes à deficiência hídrica que as árvores menores, uma vez que, mesmo submetidas ao deficit hídrico continuaram a ter uma média maior com uma variação menor de incremento diamétrico em relação às classes menores, porém mostrando uma tendência a diminuição da média de incremento. Neste sentido, de acordo com Wagner et al. (2012), a baixa disponibilidade de água no solo é a principal causa de redução ou estancamento do incremento diamétrico da árvore devido a necessidade de água em processos fisiológicos das plantas, a exemplo do crescimento secundário.

É fato que as árvores emergentes da floresta de terra firme de Caxiuanã têm uma altura variando de 40 a 50 m (VIANA et al., 2003), assim criam um microclima de sub-bosque (BENNETT et al., 2015) com menos disponibilidade de luz que possa explicar uma menor taxa de crescimento (VIEIRA et al., 2004). A concorrência com grandes árvores para captação de nutrientes e água pode ser um fator de ínfimos incrementos durante a seca (BENNETT et al., 2015), e por isso as árvores menores podem estar mais vulneráveis ao deficit hídrico.

De maneira contrária ao comportamento das árvores agrupadas por classes diamétricas nas áreas A e B, a média de incremento anual diamétrico foi menor na classe de maior densidade da madeira e maior na classe de menor densidade, com a tendência de diminuição do incremento

ser menos pronunciada na menor classe de densidade na área B de exclusão hídrica, a qual parece se mostrar mais resistente a essa variação de incremento diamétrico sob exclusão de água. Segundo Chave et al. (2009), existe uma relação inversa entre as taxas de crescimento do caule e a densidade da madeira, indicando que árvores com maior densidade apresentam menor taxa de crescimento e àquelas de menor densidade têm maior taxa de crescimento. As espécies que apresentam alta densidade da madeira são menos sensíveis à variabilidade da água e mais resistente à embolia, devido à maior segurança hidráulica em casos de seca extrema comparando com espécies de baixa densidade (MENDIVELSO et al., 2014; ROWLAND et al., 2013).

Determinado estudo realizado numa floresta tropical mostrou que a densidade da madeira foi negativamente relacionada ao crescimento de espécies, indicando que as árvores de menores densidades têm maior crescimento diamétrico, e isso se deve provavelmente porque a madeira de baixa densidade tem um custo menor de crescimento que pode estar relacionado com a presença de vasos grandes que elevam a sua capacidade de condutância hidráulica (POORTER et al., 2009).

As variáveis meteorológicas, velocidade do vento e temperatura média, apresentaram correlações negativas e significativas com a variação de incremento diamétrico mensal por classes de diâmetros e de densidades na área, sem exclusão hídrica, porém não tiveram efeito significativo na área de exclusão hídrica, sendo a velocidade do vento a variável climática que afetou significativamente o incremento em todas as classes de diâmetros e de densidade da madeira. A elevação da temperatura, mesmo sendo em poucos graus (1 a 2 °C), aumentam a respiração das árvores com consequente diminuição no incremento em diâmetro (CLARK et al., 2003; CLARK, 2004; GLINIARS et al., 2013), já maiores temperaturas na folha provocam o fechamento dos estômatos devido à maior demanda evaporativa e consequente redução da fotossíntese, levando a uma redução no incremento em diâmetro (DOUGHTY; GOULDEN, 2008).

O vento é um fator ambiental com considerável influência na taxa de crescimento, afetando tanto a taxa de transpiração quanto as características de resistência mecânica dos troncos (TELEWISK, 2006). A resistência ou susceptibilidade das árvores submetidas à ação dos ventos está relacionada não somente a fatores internos e tamanho da árvore, características de sua copa e sistema radicular, como também a fatores externos, citando-se o grau de exposição ao vento e as condições ambientais do local (NIELSEN, 2005).

Os ventos que incidem sobre as árvores aumentam a sua transpiração, uma vez que removem as camadas de ar úmido que tendem a se acumular sobre a superfície da planta, e à

medida que aumenta a sua intensidade, provocam redução no metabolismo das plantas devido ao fechamento dos estômatos, prejudicando assim a fixação de dióxido de carbono e fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2006), o que resulta em menor incremento em matéria seca. O aumento da transpiração nos momentos iniciais da exposição ao vento provoca um aumento nas pressões negativas da água dentro dos vasos lenhosos, deixando-os mais suscetíveis à obstrução devido à formação de bolhas (JANSEN et al., 2004), potencializando dessa forma esse processo de embolia nas árvores de baixas densidades, às quais já são consideradas mais vulneráveis a esse processo em relação a árvores de alta densidade da madeira.

3.5 Conclusão

É possível observar a partir desse estudo que o comportamento do incremento diamétrico analisado por classes de diâmetro e de densidade da madeira variou nas duas áreas A e B, que as árvores agrupadas dentro da classe maior de diâmetro apresentaram uma média maior de incremento em relação as classes menores de diâmetro, e, aquelas do grupo da classe menor de densidade da madeira também apresentaram uma média maior de incremento em comparação a classes maiores de densidade da madeira, muito embora o incremento médio anual na área B tenha apresentado uma tendência de diminuição em todas as classes analisadas de diâmetros e de densidade da madeira.

Considerando que as árvores maiores em diâmetro, uma vez que mesmo submetidas ao déficit hídrico, continuaram a ter média maior com uma variação menor de incremento diamétrico em relação a classes menores, é possível inferir que elas sejam mais resistentes a deficiência hídrica que árvores menores. Já árvores agrupadas dentro da classe baixa de densidade que tiveram média maior de incremento diamétrico com menor variação na área de exclusão hídrica, durante o período do estudo, sinalizaram uma possível resistência desse grupo em termos de crescimento sob o déficit hídrico.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, S. S.; LISBOA, P. L. B.; SILVA, A. S. L. Diversidade florística de uma comunidade arbórea na Estação Científica Ferreira Penna, Caxiuanã, Pará. **Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi**, Série Botânica, v. 9, n.1, p. 99-105, 1993.
- ANDRADE, E. A.; HIGUCHI, N. Produtividade de quatro espécies arbóreas de Terra Firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 1, p. 105-112, 2009.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal the Linnean Society**, v. 161, n. 2, p. 105-121, 2009.
- ARAGÃO, L. E. O. C. *et al.* Environmental change and the carbon balance of Amazonian forests. **Biological Reviews**, v. 89, n. 4, p. 913-931, 2014.
- BENNETT, A. C. *et al.* Larger trees suffer most during drought in forests worldwide. **Nature Plants**, v.1, n.10, 2015.
- BRANDO, P. M. *et al.* Abrupt increases in Amazonian tree mortality due to drought–fire interactions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.111, n. 17, p. 6347-6352, 2014.
- BRANDO, P. M. *et al.* Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1839-1848, 2008.
- CAMARGO, M. A. B. **Variação em diâmetro do tronco de 30 espécies de árvores florestais em função de variáveis ambientais em floresta de terra firme na Amazônia central**. 84 f. 2018. Tese (Doutorado em Botânica) - INPA/UFAM, Manaus, 2018.
- CAMPOS, M. T.; HIGUCHI, F. G. **A Floresta Amazônica e seu papel nas mudanças climáticas/Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável**. Manaus: SDS/CECLIMA, 2009. 36 p. (Série Técnica Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável, n. 18).
- CARNEIRO, K. M. S. *et al.* Estoque e perda de necromassa da vegetação lenhosa em um gradiente fitofisionômico na transição Amazônia-Cerrado. **Rodriguésia**, v. 70, p. 1-10, 2019.
- CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.
- CLARK, D. A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 477-491, 2004.
- CLARK, D. A; CLARK, D. B. Assessing the growth of Tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. **Ecological Applications**, v. 9, n. 3, p. 981-997, 1999.

CLARK, D. B; CLARK, D. A; OBERBAUER, S. F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. **Global Change Biology**, v. 16, n. 2, p. 747-759, 2010.

CLARK, D. A. *et al.* Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 5852-5857, 2003.

COSTA, C. L. *et al.* Effect of seven years of experimental drought on the aboveground biomass storage of an eastern Amazonian rainforest. **New Phytologist**, v. 187, n.3, p. 579-591, 2010.

COSTA, J. P. R.; MORAES, J. C. Médias mensais de variáveis meteorológicas. In: LISBOA, P. L. B. (org.). **Caxiuanã**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2002. p. 225-232.

COSTA, R. F. *et al.* Transpiração em espécie de grande porte na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**. v.11, n. 2, p.180-189, 2007.

DIAS, D. P. **Fotossíntese e crescimento em diâmetro de árvores em função da temperatura e da precipitação numa floresta primária de terra-firme na Amazônia Central**, 2009. 123 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - INPA/UFAM, Manaus, 2009.

DOUGHTY, C.E.; GOULDEN, M. L. Are tropical forests near a high temperature threshold? **Journal of Geophysical Research**, v. 113, n. G00B07, p. 1-12, 2008.

GLINIARS, R. *et al.* Monthly stem increment in relation to climatic variables during 7 years in an East African rainforest. **Trees**, v. 27, n. 4, p. 1129-1138, 2013.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 33, n.1, p.1-12, 2010.

HIGUCHI, N. *et al.* A Floresta Amazônica e a água da chuva. **Floresta**, Curitiba, v. 41, n. 3, p. 427-434, 2011.

IWASAKI-MAROCHI, C. **Anéis anuais de crescimento do cedro (*Cedrela fissilis*-Meliaceae) aplicados à avaliação da taxa de crescimento e dendroclimatologia**. 2007. 124 f. Tese (Doutorado em Manejo Florestal) - Setor de Ciências Florestais, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2007.

JANSEN, S. *et al.* Variation in xylem structure from tropics to tundra: Evidence from vested pits. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 23, p. 8833-8837, 2004.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. 7 ed., vol. 3, São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2016. 384 p.

MALHI, Y. *et al.* Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. **Journal of Geophysical Research-Atmospheres**, v.103, n. D24, p. 31593-31612, 1998.

MARENGO, J. A.; NOBRE, C. A.; TOMASELLA J. The drought of Amazonia in 2005. **Journal of Climat**, v. 21, n. 3, p. 495-516, 2008.

MCMAHON, S. M.; PARKER, G. G. E.; MILLER, D. R. Evidence for a recent increase in forest growth. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 8, p. 3611-3615, 2010.

MEIR, P. *et al.* Drought-sensitivity in the E. Amazon. In: International Scientific Conference of LBA, 2, 2002, Manaus. **Proceedings [...]**. Manaus: LBA, CD-Rom.

MEIR, P. *et al.* Effects of experimental drought on carbon cycling in an Eastern Amazon rain forest. In: Science Team Business Meeting. 7, 2003, Fortaleza. **Proceedings [...]**. Fortaleza: LBA/ECO, CD-Rom.

MÉNDEZ, C. R. **Influência do El Niño 2015-2016 no incremento diamétrico das árvores da Amazônia Central**. 2018. 71 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais) - INPA, Manaus, 2018.

MENDIVELSO, H. A. *et al.* Time-dependent effects of climate and drought on tree growth in a Neotropical dry forest: Short-term tolerance vs. long-term sensitivity. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 188, p. 13-23, 2014.

MORENGO; J. A.; ESPIOZA, J. C. Extreme seasonal droughts and floods in Amazonia: causes, trends and impacts. **International Journal of Climatology**, v. 36, n. 3, p. 1033-1050, 2016.

NIELSEN, C. N. Forest management for improved wind stability. In: **Adaptive physiology and tree management**. Samfundslitteratur Life Sciences, Thorvaldsensvej Denmark, 2005.

PAULA, J. E.; COSTA, K. P. **Densidade da madeira de 932 espécies nativas do Brasil**. Porto Alegre: Cinco Continentes, 2011. 248 p.

POORTER L. *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2009.

ROWLAND, L. *et al.* The sensitivity of wood production to seasonal and interannual variations in climate in a lowland Amazonian rainforest. **Oecologia**, v. 174, n.1, p. 295- 306, 2013.

SILVA, G. R. *et al.* Caracterização tecnológica e análise multivariada dos caracteres anatômicos, físico-mecânico de *Protium apiculatum* Swart. In: II CONGRESSO BRASILEIRO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA DA MADEIRA, 2015, Belo Horizonte. **Resumos [...]**. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Ciência e Tecnologia da Madeira, 20 e 22 de setembro de 2015. 552 p.

SILVA, R. P. *et al.* Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.166, n. 1-3, p. 295-301, 2002.

- SOTTA, E. D. *et al.* Effects of an induced drought on soil carbon dioxide (CO₂) efflux and soil CO₂ production in an Eastern Amazonian rainforest, Brazil. **Global Change Biology**, v. 13, n. 10, p. 2218-2229, 2007.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3. Ed. Porto Alegre: Artmed, 2006. 719 p.
- TELEWSKI, F. W. A unified hypothesis of mechanoperception in plants. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 10, p. 1466-1476, 2006.
- TOMASELLA, J. *et al.* The droughts of 1996-1997 and 2004-2005 in Amazonia: Hydrological response in the river main-stem. **Hydrological Processes**, v. 25, n. 8, p. 1228-1242, 2010.
- VIANA, J. S. *et al.* Comparação estrutural e florística entre os ambientes de terra firme e igapó do entorno da Estação Científica Ferreira Penna - ECFPn. *In*: SEMINÁRIO DE 10 ANOS DE ATIVIDADES DA ESTAÇÃO CIENTÍFICA FERREIRA PENNA, 2003, Caxiuanã. **Anais [...]**. Caxiuanã: editora, 2003.
- VIEIRA, S. *et al.* Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 468-479, 2004.
- WAGNER, F. *et al.* Water Availability is the Main Climate Driver of Neotropical Tree Growth. **PLOS ONE**, v. 7, n. 4, p. 1-11, 2012.
- WORBES, M. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 3, p. 391- 403, 1999.
- ZWEIFEL, R. *et al.* Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 839-849, 2016.

CAPÍTULO 4 CONCLUSÃO GERAL

4.1 Principais resultados

Considerando o contexto desta pesquisa de tese intitulada “Espécies arbóreas e suas relações com variáveis climáticas sob influência de deficiência hídrica no solo da floresta de terra firme em Caxiuanã, Pará, Brasil”, a preocupação foi analisar a composição florística, estrutura de comunidades vegetais e incremento diamétrico de grupos de espécies vegetais ao longo do tempo em áreas de floresta sem exclusão hídrica e com exclusão hídrica no solo, relacionando também a dinâmica de crescimento de grupos de espécies com variáveis climáticas. Assim, neste capítulo, será mostrado os principais resultados deste estudo e suas considerações para a pesquisa científica.

No capítulo 2, buscou-se avaliar a composição florística e a estrutura de comunidades vegetais durante um período de 10 anos (2005 a 2015) em duas áreas de floresta de terra firme, com e sem a deficiência hídrica no solo, na Floresta Nacional de Caxiuanã, no Pará. Verificada uma pequena variação da riqueza e a constância da equabilidade na área sujeita a exclusão hídrica no solo durante 2005 a 2015, levando a não alteração do índice de diversidade. O fato da variação de riqueza observada ter sido maior no período de 2005 a 2015 nas áreas de florestas sujeitas a exclusão hídrica, pode ter contribuído para a alteração no índice de diversidade no ano de 2015, mesmo que não tão expressiva em relação aos outros anos. Os modelos ecológicos de distribuição de abundância de espécies melhores ajustados às áreas não sujeitas a exclusão hídrica e sujeitas a exclusão hídrica foram Zipf e Zipf-Mandelbrot, respectivamente, os quais descrevem comunidades vegetais mais estáveis e equilibradas. As espécies secundárias tardias predominaram neste estudo seguidas das espécies secundárias iniciais, sendo essas últimas com um número suavemente maior na área de exclusão hídrica quando comparada com a área sem exclusão hídrica, e isso pode indicar que as comunidades estão caminhando para estágios mais avançados de sucessão, pois de acordo com Almeida (2016) as espécies secundárias tardias desenvolvem-se exclusivamente em sub-bosque, iniciando a sua presença em estágios médios de sucessão, crescendo completando seu ciclo de vida na sombra.

No capítulo 3, ocorreu a investigação do incremento diamétrico de grupos de espécies e a correlação com as variáveis meteorológicas em sítios sob duas condições ambientais, uma com exclusão hídrica e outra sob condições naturais sem a exclusão hídrica. E os resultados mostraram que indivíduos agrupados na classe alta de diâmetro tenderam a apresentar uma média de incremento anual diamétrico maior que as médias das classes menores, média e baixa,

muito embora mostrando também uma diminuição dessa média ao longo do tempo na área B em todas as classes, sendo possível inferir que as árvores maiores em diâmetro sejam mais resistentes a deficiência hídrica que as árvores menores, uma vez que mesmo submetidas ao deficit hídrico continuaram a ter média maior com variação menor de incremento diamétrico em relação as classes menores, mesmo apresentando uma tendência a diminuição da média de incremento.

As análises com relação as classes de densidade da madeira mostraram que a média de incremento anual diamétrico foi menor na classe de maior densidade da madeira e maior na classe de menor densidade, com a tendência de diminuição de incremento ser menos pronunciada na menor classe de densidade na área B de exclusão hídrica, a qual parece se mostrar mais resistente a essa variação de incremento diamétrico sob exclusão hídrica.

As variáveis meteorológicas velocidade do vento e temperatura média apresentaram correlações negativas e significativas com a variação de incremento diamétrico mensal por classes de diâmetros e de densidades, na área sem exclusão hídrica, mas não tiveram efeito significativo na área de exclusão hídrica, sendo a velocidade do vento a variável climática que afetou significativamente o incremento em todas as classes de diâmetros e de densidade da madeira.

4.2 Principais conclusões

O estudo mostrou que comunidades vegetais não apresentaram variações expressivas em termos de composição florística, riqueza, diversidade e distribuição de abundância de espécies nas comparações da área A sem exclusão hídrica no solo, com a área B com exclusão hídrica ao longo de dez anos de estudo. Além disso, observou-se neste estudo que houve a predominância de espécies secundárias tardias, seguidas das secundárias iniciais, sendo essas últimas com um número maior na área B, isso sugere que as comunidades estão caminhando para estágios mais avançados de sucessão.

Por outro lado, a falta de disponibilidade de água no solo para as plantas na área B pode ter levado a um balanço negativo entre ganho e perda de número de indivíduos durante o período de 2005 a 2015, mostrando muito mais perdas de árvores do que saldo positivo de espécies.

É possível observar que a partir desse estudo o comportamento do incremento diamétrico por classes de diâmetro e densidade da madeira variou nas duas áreas, A e B, que

árvores agrupadas dentro da classe maior de diâmetro apresentaram uma média maior de incremento em relação as classes menores de diâmetro. Aquelas do grupo da classe menor de densidade da madeira também apresentaram uma média maior de incremento em comparação as classes maiores de densidade da madeira, muito embora o incremento médio anual na área B tenha apresentado uma tendência de diminuição em todas as classes analisadas de diâmetros e de densidade da madeira.

Considerando que as árvores maiores em diâmetro continuaram a ter uma média maior mesmo submetidas ao déficit hídrico com variação menor de incremento diamétrico em relação as classes menores, é possível inferir que elas sejam mais resistentes a deficiência hídrica que as árvores menores. E as árvores agrupadas dentro da classe baixa de densidade que tiveram média maior de incremento diamétrico com menor variação na área de exclusão hídrica, durante o período do estudo, sugere uma possível resistência desse grupo em termos de crescimento ao déficit hídrico.

Desse modo, pode-se inferir que a floresta se apresentou bem estabelecida, como um sistema dinâmico que se encontra em bom estado de conservação e que a restrição hídrica no solo, ao longo do tempo de dez anos de estudo, não foi suficiente para interferir no estado de conservação do ambiente de maneira tão expressiva, mas que sinaliza considerável perda de indivíduos na área de exclusão hídrica e insignificante perda na área sem exclusão hídrica ao longo desse período.

4.3 Considerações finais e perspectivas futuras

O cenário global de mudanças climáticas com a temperatura em ascensão vem gerando na região amazônica um aumento de intensidade, frequência e duração das secas que poderão aumentar no futuro, provocando alterações consideráveis no comportamento da floresta, como por exemplo o aumento de queimadas naturais. Esse cenário pode se agravar, considerando que as projeções climáticas futuras que avaliam mudanças globais para o ano de 2050.

A hipótese de ocorrerem graves efeitos provocados pelas mudanças climáticas sobre as florestas vem sendo reforçada pela motivação mundial para estudos das florestas tropicais. Assim, existe uma grande preocupação com os efeitos da seca na floresta tropical, uma vez que alguns estudos vem mostrando que as taxas de aumento líquido da biomassa acima do solo estão diminuindo e a mortalidade das árvores aumentando durante esses eventos, podendo transformar a Floresta Amazônica de sumidouro de carbono a uma possível fonte de carbono para a atmosfera.

Considerando-se essa conjectura atual em que foi pensada a pesquisa da tese, com a preocupação em estudar a composição florística, diversidade de espécies, distribuição de abundância de espécies e crescimento de espécies diante de áreas sujeitas a exclusão hídrica e não sujeitas a exclusão hídrica no solo, por um longo período de tempo de estudo e relacionando-a com a dinâmica de crescimento e variáveis climáticas, Esta tese proporcionou conhecer um pouco sobre o comportamento de diferentes grupos de espécies e as características das comunidades em termos de diversidades, riqueza de espécies e distribuição de abundância de espécies sob áreas sujeitas a exclusão hídrica e não sujeitas a exclusão hídrica, e suas relações com variáveis climáticas o longo do tempo.

Este estudo é de grande importância para a pesquisa científica, pois busca entender a resposta das variáveis de composição, estrutura e de crescimento das espécies em florestas tropicais, às secas severas e às variáveis do clima, podendo dessa maneira contribuir com respostas futuras às mudanças climáticas e compreender melhor como a floresta se comporta diante das mudanças no clima atual, servindo assim para fornecer informações importantes sobre o comportamento ecológico de diferentes grupos de espécies frente a mudanças ambientais que nos circundam no momento atual.

Assim sendo, os resultados desta tese indicam que a floresta está evoluindo, apresentando-se como um sistema dinâmico que se encontra em bom estado de conservação e que a restrição hídrica no solo ao longo do tempo de estudo talvez ainda não tenha sido suficiente para interferir no estado de conservação do ambiente de maneira tão expressiva, mas que sinaliza uma maior perda de indivíduos na área de exclusão hídrica do que na área sem exclusão hídrica ao longo do tempo. E ainda sugere que as árvores maiores em diâmetro e as da classe baixa de densidade da madeira aparentam apresentar maior resistência na variação em termos de incremento diamétrico sob o deficit hídrico, e as variáveis meteorológicas, velocidade do vento e temperatura média, apresentaram correlações negativas e significativas com a variação de incremento diamétrico mensal nas classes de diâmetro e nas de densidade da madeira.

Neste sentido, surge a necessidade de estudos futuros de longo prazo que poderão ser realizados para entender e identificar dentro dos grupos de diâmetros e de densidades as características e mecanismos funcionais em nível de espécies que estão melhor correlacionados ao crescimento das árvores durante secas extremas, como características anatômicas dendrométricas, fisiológicas e hidráulicas do xilema.

REFERÊNCIAS

- ALHO, C. J. R. Importância da biodiversidade para a saúde humana: uma perspectiva ecológica. **Estudos Avançados**, v. 26, n. 74, p. 151-166, jan., 2012.
- ALMEIDA, E. C. **Padrões de crescimento e predição da estrutura diamétrica com auxílio de bandas dendrométricas na Floresta Nacional de Caxiuanã - PA**. 2008. 85 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais) - Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2008.
- ANDRADE, E. A.; HIGUCHI, N. Produtividade de quatro espécies arbóreas de Terra Firme da Amazônia Central. **Acta Amazonica**, v. 39, n. 1, p. 105-112, 2009.
- APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. **Anatomia vegetal**. 2. ed. Viçosa: UFV, 2006.
- BAKER, T. R. *et al.* Phenological differences in tree water use the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. **Forest Ecology and Management**, v. 171, n. 3, p. 261-274, 2002.
- BALBINOT, R. *et al.* O papel da floresta no ciclo hidrológico em bacias hidrográficas. **Ambiência-Revista do Setor de Ciências Agrárias e Ambientais**, v. 4, n. 1, p. 131-149, 2008.
- BAMBERG, R. **Análise da influência das variáveis meteorológicas no crescimento em diâmetro e altura de quatro espécies florestais**. 2014. 56 f. Dissertação (mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Agrárias, 2014.
- BARROS, F. V. *et al.* Hydraulic traits explain differential responses of Amazonian forests to the 2015 El Niño-induced drought. **New Phytologist**, v. 223, n. 3, p. 1253-1266, 2019.
- BLAKE, T. J.; TSCHAPLINSKI, T. J. Water relations. *In*: MITCHELL, J. B. *et al.* (eds.). **Ecophysiology of short rotation forest crops**. [S.l.]: Elsevier Applied Science, 1992. p. 66-94.
- BRANDO, P. M. *et al.* Drought effects on litterfall, wood production and belowground carbon cycling in an Amazon forest: results of a throughfall reduction experiment. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 363, n. 1498, p. 1839-1848, 2008.
- BRANDON, K. Ecosystem services from tropical forests: review of current science. **SSRN Electronic Journal**, 2014. DOI:10.2139/ssrn.2622749.
- CAI, W. *et al.* Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 2, p. 111-116, 2014.
- CAMPELO, D. H. *et al.* Trocas gasosas e eficiência do fotossistema II em plantas adultas de seis espécies florestais em função do suprimento de água no solo. **Revista Árvore**, v. 39, n. 5, p. 973-983, 2015.

CAMPOS, M. T.; HIGUCHI, F. G. **A floresta amazônica e seu papel nas mudanças climáticas**. Manaus: Secretaria de Estado do Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável. 95 SDS/CECLIMA, 2009. 36 p. (Série Técnica Meio Ambiente e Desenvolvimento Sustentável, n. 18).

CARVALHO, J. O. P. **Structure and dynamics of a logger over Brazilian Amazonian rainforest**. 1992. PH.D. Thesis, University of Oxford.

CERRI, C. C. *et al.* Potential of soil carbon sequestration in the Amazonian Tropical Rainforest. In: LAL, R. *et al.* (eds.). **Carbon sequestration in soils of Latin America**. New York, Haworth, 2006b. p. 245-266.

CHAGAS, G. F. B. *et al.* Impactos da redução da pluviometria na biomassa. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 16, n. 1, p. 72-79, 2012.

CHAMBERS, J. Q.; HIGUCHI, N.; SCHIMEL, J. P. Ancient tree in Amazonia. **Nature**. v. 391, n. 6663, p. 135-136, 1998.

CHAVE, J. *et al.* Towards a worldwide wood economics spectrum. **Ecology Letters**, v. 12, n. 4, p. 351-366, 2009.

CLARK, D. A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Phil.Trans. R. Soc.**, v. 359, 477-491, 2004.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. **Ecological Applications**, v. 9, n. 3, p. 981-997, 1999.

CLARK, D. A.; CLARK, D. B. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in a Costa Rican tropical rain forest. **The Journal of Ecology**, v. 82, n. 4, p. 865-872, 1994.

CLARK, D. B; CLARK, D. A; OBERBAUER, S. F. Annual wood production in a tropical rain forest in NE Costa Rica linked to climatic variation but not to increasing CO₂. **Global Change Biology**, v. 16, n. 2, p. 747-759, 2010.

CLARK, D. A. *et al.* Net primary production in tropical forests: An evaluation and synthesis of existing field data. **Ecological Applications**, v. 11, n. 2, p. 371-384, 2001.

CLARK D. A. *et al.* Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984-2000. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 10, p. 5852-5857, 2003.

DAJOZ, R. **Princípios de ecologia**, 7 ed. Porto Alegre: Artmed, 2007. 472 p.

DAVIDSON, E. A. *et al.* The Amazon basin in transition. **Nature**, v. 481, n. 7381, p. 321-328, 2012.

DIAS, D. P. **Fotossíntese e crescimento em diâmetro de árvores em função da temperatura e da precipitação numa floresta primária de terra-firme na Amazônia Central**. 2009. 123 f. Tese (Doutorado em Ciências de Florestas Tropicais) - Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia, 2009.

DOUGHTY, C. E. *et al.* Drought impact on forest carbon dynamics and fluxes in Amazonia. **Nature**, v. 519, n. 7541, p. 78-82, 2015.

ENCINAS, J. I.; SILVA, G. F.; PINTO, J. R. R. **Idade e crescimento das árvores**. Brasília, DF: Universidade de Brasília. Departamento de Engenharia Florestal, Comunicações técnicas florestais, 2005. 43 p.

ENQUIST, C. A. F. Predicted regional impacts of climate change on the geographical distribution and diversity of tropical forests in Costa Rica. **Journal of Biogeography**, v. 29, n. 4, p. 519-534, 2002.

FEELEY, K. J. *et al.* Directional changes in the species composition of a tropical forest. **Ecology**, v. 92, n. 4, p. 871-882, 2011.

FELDPAUSCH, T. R. *et al.* Amazon forest response to repeated droughts. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 964-982, 2016.

FERRI, M.G. **Fisiologia Vegetal**. 2 ed. São Paulo: Editora Pedagógica, 1979.

FLOH, E. I. S.; SANTOS, A. L. W.; DEMARCO, D. Embriogênese vegetal: abordagens básicas e biotecnológicas. In: RESENDE, R. R.; SOCCOL, C. R. (org.). **Biotecnologia aplicada à saúde: fundamentos e aplicações** 1ed. São Paulo: Editora Edgard Blücher Ltda., 2015. v. 1, p. 89-112.

GLINIARS, R. *et al.* Monthly stem increment in relation to climatic variables during 7 years in an East African rainforest. **Trees**, v. 27, n. 4, p. 1129-1138, 2013.

GLOOR, M. *et al.* Intensification of the Amazon hydrological cycle over the last two decades. **Geophysical Research Letters**, v. 40, n. 9, p. 1729-1733, 2013.

GLOOR, M. *et al.* Recent Amazon climate as background for possible ongoing and future changes of Amazon humid forests. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 29, n. 9, p. 1384-1399, 2015.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasil. Bot.**, v.33, n.1, p.1-12, 2010.

GROOMBRIDGE, B.; JENKINS, M. D. **World Atlas of Biodiversity**: Earth's living resources in the 21st century. Berkeley: USA, University of California Press, 2002.

HARADA J. J; BELMONTE, M. F; KWONG, R. W. Plant Embryogenesis (Zygotic and Somatic). **Encyclopedia of Life Sciences**, 2010.

HIGUCHI, N. *et al.* Uso de bandas metálicas e dendrômetros automáticos para a definição de padrão de crescimento individual das principais espécies arbóreas da floresta primária da região de Manaus, Amazonas, Brasil. In: HIGUCHI, N. *et al.* Projeto Jacaranda Fase II: Pesquisas Florestais na Amazônia Central. Ed. Jacaré, Manaus. 2003. p. 55-68.

- HUETE, A. R. *et al.* Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. **Geophysical Research letters**, v. 33, n. 6, L06405 (1-4), 2006. doi:10.1029/2005GL025583.
- HUNT, B.; ELLIOT, T. I. Mexican megadrought. **Climate Dynamics**, v. 20, p. 1-12, 2002.
- HUNTINGFORD C. *et al.* Simulated resilience of tropical rainforests to CO₂-induced climate change. **Nature Geoscience**, v. 6, n. 4, p. 268-273, 2013.
- IWASAKI-MAROCHI, C. **Anéis anuais de crescimento do cedro (*Cedrela fissilis-Meliaceae*) aplicados à avaliação da taxa de crescimento e dendroclimatologia**. 2007. 124f. Tese (Doutorado em Manejo Florestal) - Setor de Ciências Florestais, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2007.
- JARVIS, P. G.; LEVERENZ, J. W. Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. **Encyclopedia of Plant Physiology**, n.12D, p. 233-280, 1983.
- JENTSCH, A., KREYLING, J., BEIERKUHNLEIN, C. A new generation of climatechange experiments: events, not trends. **Front Ecol Environ**, v. 5, n. 7, p. 365-374, 2007.
- KEENAN, R. J. *et al.* Dynamics of global forest area: Results from the FAO Global Forest Resources Assessment 2015. **Forest Ecology and Management**, v. 352, p. 9-20, 2015.
- KING, D. A. *et al.* Tree growth is related to light interception and wood density in two mixed dipterocarp forest of Malaysia. **Functional Ecology**, Oxford, v. 19, n. 3, p. 445-453, 2005.
- KOBIYAMA, M. Ruralização na gestão de recursos hídricos em área urbana. **Revista OESP Construção**, n. 32, p.112-117, 2000.
- LANDSBERG, J. Physiology in forest models: history and the future. **FBMIS**, v.1, p. 49-63, 2003.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. 3 ed. São Carlos - SP: Editora Rima, 2006. 529 p.
- LEWIS, S. L. *et al.* The 2010 Amazon Drought. **Science**, v. 331, n. 6017, p. 554-554, 2011.
- MACHADO, S. *et al.* Projeção da Estrutura Diamétrica de Grupos Ecológicos em uma Floresta Ombrófila Mista. **Floresta e Ambiente**, v. 24, L06405 (1-10), 2017. <http://dx.doi.org/10.1590/2179-8087.001216>.
- MALHI, Y. *et al.* Exploring the likelihood and mechanism of a climatechange-induced dieback of the Amazon rainforest. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 49, p. 20610-20615, 2009.
- MARENGO, J. A. *et al.* Recent Extremes of Drought and Flooding in Amazonia: Vulnerabilities and Human Adaptation. **American Journal of Climate Change**, v. 2, n. 2, p. 87-96, 2013.
- MATOS, F. S. *et al.* Estratégia morfofisiológica de tolerância ao déficit hídrico de mudas de pinhão manso. **Magistra**, v. 26, n. 1, p. 19 - 27, 2014.

MCCULLOH, K. A. *et al.* Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density. **Oecologia**, 167, n. 1, p. 27-37, 2011.

MCMAHON, S. M.; PARKER, G. G. E.; MILLER, D. R. Evidence for a recent increase in forest growth. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 8, p. 3611-3615, 2010.

MEIR P.; WOODWARD F. I. Amazonian rain forests and drought: response and vulnerability. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 553-557, 2010.

MEIR, P. *et al.* Os efeitos da seca nas florestas chuvosas amazônicas. **Amazon and Global Change, Geophysical Monograph Series**, v. 186, p. 429-449. 2009.

MÉNDEZ, C. R. **Influência do El Niño 2015-2016 no incremento diamétrico das árvores da Amazônia Central**. 2018. 71 f. Dissertação (Mestrado em Ciências de Florestas Tropicais) - INPA, Manaus, 2018.

MENDONÇA, A. C. A. **Caracterização e simulação dos processos dinâmicos de uma área de floresta tropical de terra firme utilizando matrizes de transição**. 2003. 76 f. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) - Universidade Federal do Paraná, Paraná, 2003.

MOGNON, F. *et al.* Uma década de dinâmica florística e fitossociológica em Floresta Ombrófila Mista Montana no Sul do Paraná. **Revista de estudos ambientais**, v. 14, n. 1, p. 43-59, 2012.

NASCIMENTO, R. G. M. **Modelagem e prognose da produção de uma floresta tropical úmida de terra firme na Amazônia Central**. 155 f. 2012. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2012.

NEWBERY, D.; LINGENFELDER, M. Plurality of tree species responses to drought perturbation in Bornean tropical rain forest. **Plant Ecology**, v. 201, n. 1, p. 147-167, 2008.

PHILLIPS, O L. *et al.* Changes In Amazonian Forest Biomass, Dynamics, And Composition, 1980-2002. **Amazonia And Global Change**, v. 186, p. 373-387, 2009b.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Changes in the carbon balance of tropical forests: Evidence from long-term plots. **Science**, v. 282, n. 5388, p. 439-442, 1998.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought sensitivity of the Amazon rainforest. **Science**, v. 323, n. 5919, p. 1344-1347, 2009a.

PHILLIPS, O. L. *et al.* Drought-mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631-646, 2010.

PIZATTO, W. **Avaliação biométrica da estrutura e da dinâmica de uma Floresta Ombrófila Mista em São João do Triunfo, PR: 1995 a 1998**. 172 f. 1999. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1999.

POORTER L. *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, v. 185, n. 2, p. 481-492, 2009.

POORTER, L. *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. **New Phytologist**, 185, n. 2, 481-492, 2010.

PORPORATO, A. *et al.* Plants in water-controlled ecosystems: active role in hydrological processes and response to water stress: III. Vegetation water stress. **Advances in Water Resources**, v. 24, n. 7, p. 725-744, 2001.

QUIGLEY, M. F.; PLATT, W. J. Composition and structure of seasonally deciduous forests in the Americas. **Ecological Monographs**, v. 73, n. 1, p. 87-106, 2003.

SENEVIRATNE, S. I. *et al.* Changes in climate extremes and their impacts on the naturalphysical environment. In: FIELD, C. B. *et al.* (eds.). **Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC)**. New York, USA: Cambridge University Press, Cambridge, 2012. 582p.

SILVA, E. C. *et al.* Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob escassez hídrico. **Acta Botânica Brasilica**, v. 17, n. 2, p. 231-246, 2003.

SILVA, R. P. *et al.* Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.166, n. 1-3, p. 295-301, 2002.

SILVA, R. P. *et al.* Uso de banda dendrométrica na definição de padrões de crescimento individual em diâmetro de árvores da bacia do rio Cuieiras. **Acta Amazonica**, v. 33, n. 1, p. 67-84, 2003.

SMITH, M. D. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p.656-663, 2011.

SPERRY, J. S.; MEINZER, F. C.; MCCULLOH, K. A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 31, p. 632-645, 2008.

STAPE, J. L.; BINKLEY, D.; RYAN, M. G. *Eucalyptus* production and the supply, use and efficiency of use of water, light and nitrogen across a geographic gradient in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.193, n. 1-2, p.17-31, 2004.

STARK, S. C. *et al.* Amazon Forest carbon dynamics predicted by profiles of canopy leaf area and light environment. **Ecology Letters**, Oxford, v. 15, n. 12, p. 1406-1414, 2012.

TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 3 ed. Porto Alegre: Artmed, 2006. 719 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TIAN H. *et al.* Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. **Nature**, v. 396, n. 6712, 664-667, 1998.

VIEIRA, S. *et al.* Forest structure and carbon dynamics in Amazonian tropical rain forests. **Oecologia**, v. 140, n. 3, p. 468-479, 2004.

WAGNER, F. *et al.* Are commonly measured functional traits involved in tropical tree responses to climate? **International Journal of Ecology**, v. 2014, p. 1-10, 2014.

WAGNER, F. *et al.* Water Availability is the Main Climate Driver of Neotropical Tree Growth. **PLOS ONE**, v. 7, n. 4, p. 1-11, 2012.

WORBES, M. Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. **Journal of Ecology**, v. 87, n. 3, p. 391- 403, 1999.

ZANON, M. L. B.; FINGER, C. A. G. Relação de variáveis meteorológicas com o crescimento das árvores de *Araucaria angustifolia* (bertol.) Kuntze em povoamentos implantados. **Ciência Florestal**, v. 20, n. 3, p. 467-476, 2010.

ZWEIFEL, R. *et al.* Are trees able to grow in periods of stem shrinkage? **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 839-849, 2016.

APÊNDICE A

Densidade da madeira de 108 espécies monitoradas na área A da floresta de terra firme de Caxiuanã, Pará. Nível de densidade da madeira: F= Família, S = Espécie, G = Gênero.

Família	Espécie	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Lecythidaceae	<i>Couratari multiflora</i> (Sm.) Eyma	0,45	Baixa	E
Apocynaceae	<i>Couma guianensis</i> Aubl.	0,47	Baixa	E
Malvaceae	<i>Sterculia pruriens</i> (Aubl.) K.Schum.	0,48	Baixa	E
Myristicaceae	<i>Virola michelii</i> Heckel	0,48	Baixa	E
Burseraceae	<i>Protium aracouchini</i> Marchand	0,49	Baixa	E
Burseraceae	<i>Protium paniculatum</i> Engl.	0,49	Baixa	E
	<i>Chrysophyllum manaosense</i> (Aubrév.)			
Sapotaceae	T.D.Penn.	0,50	Baixa	G
Fabaceae	<i>Inga gracilifolia</i> Ducke	0,53	Baixa	E
	<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke)			
Moraceae	C.C.Berg	0,53	Baixa	E
Burseraceae	<i>Protium decandrum</i> (Aubl.) Marchand	0,54	Baixa	E
Moraceae	<i>Brosimum potabile</i> Ducke	0,54	Baixa	E
Burseraceae	<i>Protium suberratum</i> (Engl.) Engl.	0,55	Média	E
Burseraceae	<i>Protium apiculatum</i> Swart	0,56	Média	E
Burseraceae	<i>Protium sagotianum</i> Marchand	0,57	Média	E
Lauraceae	<i>Nectandra pulverulenta</i> Nees	0,57	Média	G
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	0,58	Média	G
Burseraceae	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	0,59	Média	E
Fabaceae	<i>Inga capitata</i> Desv.	0,59	Média	E
Fabaceae	<i>Inga alba</i> (Sw.) Willd.	0,59	Média	E
Lauraceae	<i>Ocotea cujumarum</i> Mart.	0,60	Média	G
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	0,60	Média	G
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	0,61	Média	E
Fabaceae	<i>Sclerolobium melanocarpum</i> Ducke	0,61	Média	E
Myristicaceae	<i>Iryanthera laevis</i> Markgr.	0,62	Média	E
Moraceae	<i>Brosimum parinarioides</i> Ducke	0,62	Média	E
	<i>Aspidosperma desmanthum</i> Benth. ex			
Apocynaceae	Müll.Arg.	0,62	Média	E
	<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers)			
Celastraceae	A.C.Sm.	0,63	Média	E
Myristicaceae	<i>Iryanthera juruensis</i> Warb.	0,63	Média	E
	<i>Theobroma speciosum</i> Willd. Ex			
Malvaceae	Spreng.	0,63	Média	E
Annonaceae	<i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.) R.E.Fr.	0,64	Média	E
Arecaceae	<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	0,65	Média	E

Família	Espécie	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Sapotaceae	<i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke) Baehni	0,65	Média	E
Fabaceae	<i>Stryphnodendron paniculatum</i> Poepp.	0,65	Média	E
Dichapetalaceae	<i>Tapura amazonica</i> Poepp.	0,66	Média	E
Sapotaceae	<i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.) Pierre	0,66	Média	E
Fabaceae	<i>Inga rubiginosa</i> (Rich.) DC.	0,66	Média	E
Sapotaceae	<i>Pouteria trilocularis</i> Cronquist	0,67	Média	E
Sapotaceae	<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler ex Miq.) Pierre	0,67	Média	E
Lamiaceae	<i>Vitex triflora</i> Vahl	0,68	Média	G
Vochysiaceae	<i>Qualea paraensis</i> Ducke	0,68	Média	E
Burseraceae	<i>Protium trifoliolatum</i> Engl.	0,69	Média	E
Ulmaceae	<i>Ampelocera edentula</i> Kuhlman	0,70	Média	E
Sapotaceae	<i>Pouteria decorticans</i> T.D. Penn.	0,71	Média	F
Chrysobalanaceae	<i>Parinari montana</i> Aubl.	0,71	Média	E
Celastraceae	<i>Maytenus guyanensis</i> Klotzsch ex Reissek	0,71	Média	G
salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	0,71	Média	E
Combretaceae	<i>Buchenavia oxycarpa</i> (Mart.) Eichler	0,72	Média	E
Rubiaceae	<i>Chimarrhis turbinata</i> DC.	0,72	Média	E
Burseraceae	<i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.) Kuntze	0,73	Média	E
Vochysiaceae	<i>Qualea</i> sp.	0,73	Média	G
Goupiaceae	<i>Goupia glabra</i> Aubl.	0,73	Média	E
Sapotaceae	<i>Pouteria anomala</i> (Pires) T.D.Penn.	0,74	Média	E
Fabaceae	<i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby & J.W. Grimes	0,75	Alta	E
Apocynaceae	<i>Aspidosperma araracanga</i> Marc.-Ferr.	0,75	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Couepia guianensis</i> Aubl.	0,76	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania apetala</i> (E.Mey.) Fritsch	0,76	Alta	E
Combretaceae	<i>Buchenavia grandis</i> Ducke	0,76	Alta	E
Myrtaceae	<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	0,77	Alta	E
Violaceae	<i>Rinorea guianensis</i> Aubl.	0,78	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania latifolia</i> Benth. ex Hook.f.	0,78	Alta	G
Burseraceae	<i>Protium pilosissimum</i> Engl.	0,78	Alta	G
Sapotaceae	<i>Pouteria gongrijpii</i> Eyma	0,78	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania hirsuta</i> Prance	0,78	Alta	G
Chrysobalanaceae	<i>Licania</i> sp.	0,78	Alta	G
Chrysobalanaceae	<i>Licania glabriflora</i> Prance	0,78	Alta	G
Lecythidaceae	<i>Lecythis confertiflora</i> (A.C.Sm.) S.A.Mori	0,79	Alta	E
Olacaceae	<i>Miconia guianensis</i> Aubl.	0,79	Alta	E

Família	Espécie	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Sapotaceae	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	0,79	Alta	E
Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.	0,79	Alta	G
Humiriaceae	<i>Endopleura uchi</i> (Huber) Cuatrec. ex <i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	0,79	Alta	E
Chrysobalanaceae		0,80	Alta	E
Lecythidaceae	<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	0,81	Alta	E
Fabaceae	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	0,81	Alta	E
Sapindaceae	<i>Talisia microphylla</i> Uittien	0,81	Alta	E
Ochnaceae	<i>Lacunaria crenata</i> (Tul.) A.C.Sm.	0,81	Alta	E
Anacardiaceae	<i>Astronium lecointei</i> Ducke	0,81	Alta	E
Fabaceae	<i>Inga paraensis</i> Ducke	0,82	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	0,82	Alta	E
Moraceae	<i>Brosimum rubescens</i> Taub.	0,82	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Couepia robusta</i> Huber	0,83	Alta	E
Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i> sp.	0,83	Alta	G
Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S.A.Mori	0,83	Alta	E
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.	0,84	Alta	G
Humiriaceae	<i>Vantanea parviflora</i> Lam.	0,84	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	0,85	Alta	E
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum prieurii</i> A.DC.	0,86	Alta	E
Sapotaceae	<i>Manilkara paraensis</i> (Huber) Standl.	0,86	Alta	E
Sapotaceae	<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.) A.Chev.	0,87	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania canescens</i> Benoist <i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.)	0,88	Alta	E
Lecythidaceae	Sandwith	0,88	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.	0,88	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania membranacea</i> Sagot ex Laness.	0,88	Alta	E
Lecythidaceae	<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.) S.A.Mori	0,89	Alta	E
Fabaceae	<i>Dinizia excelsa</i> Ducke	0,89	Alta	E
Fabaceae	<i>Swartzia brachyrachis</i> Harms	0,90	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	0,90	Alta	E
Fabaceae	<i>Dialium guianensis</i> (Aubl.) Sandwith	0,90	Alta	E
Sapotaceae	<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	0,91	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	0,92	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania impressa</i> Prance	0,92	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	0,92	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	0,94	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria filipes</i> Eyma	0,96	Alta	E
Myrtaceae	<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O.Berg	0,97	Alta	E

Família	Espécie	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Fabaceae	<i>Swartzia apetala</i> Raddi	1,02	Alta	G
Fabaceae	<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	1,02	Alta	G
Fabaceae	<i>Swartzia</i> sp.	1,02	Alta	G
sapotaceae	<i>Pouteria eugeniifolia</i> (Pierre) Baehni	1,11	Alta	E

APÊNDICE B

Densidade da madeira de 99 espécies monitoradas na área B da floresta de terra firme de Caxiuanã, Pará.
Nível de densidade da madeira: F= Família, S = Espécie, G = Gênero.

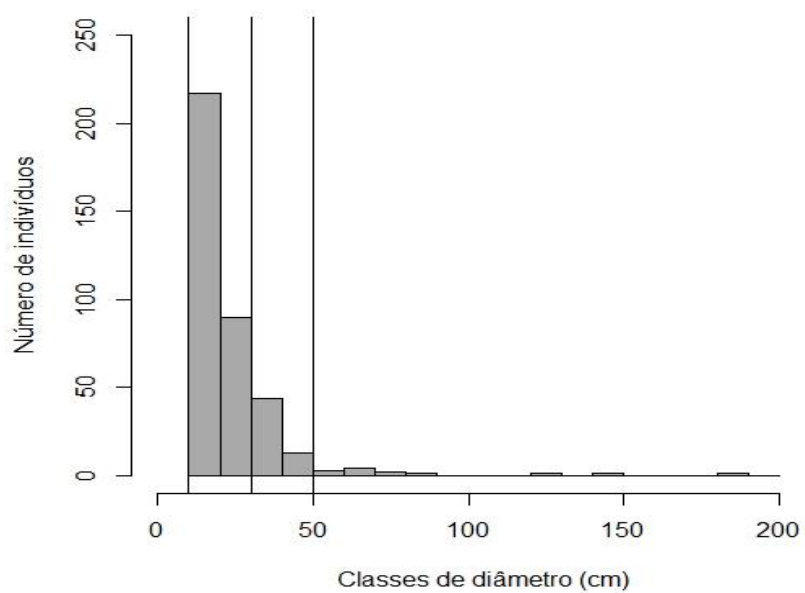
Família	Espécies	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Anacardiaceae	<i>Anacardium tenuifolium</i> Ducke	0,43	Baixa	E
Leguminosae	<i>Sclerolobium</i> sp.	0,45	Baixa	G
Lauraceae	<i>Ocotea splendens</i> (Meisn.) Baill.	0,45	Baixa	E
Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	0,46	Baixa	E
Lecythidaceae	<i>Couratari multiflora</i> (Sm.) Eyma	0,46	Baixa	E
Myristicaceae	<i>Virola crebrinervia</i> Duck	0,46	Baixa	G
Myristicaceae	<i>Virola michelii</i> Heckel	0,48	Baixa	E
Malvaceae	<i>Sterculia</i> sp.	0,49	Baixa	G
Annonaceae	<i>Xylopia ochrantha</i> Mart.	0,49	Baixa	G
	<i>Tachigali myrmecophila</i> (Ducke)			
Fabaceae	Ducke	0,52	Baixa	E
Vochysiaceae	<i>Erismia uncinatum</i> Warm.	0,52	Baixa	E
Fabaceae	<i>Inga gracilifolia</i> Ducke	0,53	Baixa	E
Lauraceae	<i>Licaria armeniaca</i> (Nees) Kosterm.	0,53	Baixa	E
Fabaceae	<i>Tachigali paniculata</i> Aubl.	0,55	Média	E
Burseraceae	<i>Protium subserratum</i> (Engl.) Engl.	0,55	Média	E
Annonaceae	<i>Xylopia nitida</i> Dunal	0,55	Média	E
Malvaceae	<i>Quararibea guianensis</i> Aubl.	0,56	Média	E
Lauraceae	<i>Nectandra pulverulenta</i> Nees	0,57	Média	G
Burseraceae	<i>Protium sagotianum</i> Marchand	0,57	Média	E
Fabaceae	<i>Parkia nitida</i> Miq.	0,58	Média	G
Fabaceae	<i>Inga</i> sp.	0,58	Média	G
Lauraceae	<i>Sextonia rubra</i> (Mez) van der Werff	0,58	Média	E
Burseraceae	<i>Protium tenuifolium</i> (Engl.) Engl.	0,59	Média	E
Vochysiaceae	<i>Qualea dinizii</i> Ducke	0,59	Média	E
Leguminosae	<i>Inga capitata</i> Desv.	0,59	Média	E
	<i>Abarema jupunba</i> (Willd.) Britton &			
Fabaceae	Killip	0,59	Média	E
Lauraceae	<i>Ocotea</i> sp.	0,60	Média	G
Sapotaceae	<i>Micropholis egensis</i> (A.DC.) Pierre	0,60	Média	E
Clusiaceae	<i>Symphonia globulifera</i> L.f.	0,61	Média	E
Myristicaceae	<i>Iryanthera laevis</i> Markgr.	0,62	Média	E
	<i>Aspidosperma desmanthum</i> Benth.			
Apocynaceae	ex Müll. Arg.	0,62	Média	E
Violaceae	<i>Paypayrola grandiflora</i> Tul.	0,63	Média	E
	<i>Theobroma speciosum</i> Willd. ex			
Malvaceae	Spreng.	0,63	Média	E

Família	Espécies	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Myristicaceae	<i>Iryanthera juruensis</i> Warb. <i>Bocageopsis multiflora</i> (Mart.)	0,63	Média	E
Annonaceae	R.E.Fr.	0,64	Média	E
Cardiopteridaceae	<i>Dendrobangia boliviana</i> Rusby	0,64	Média	E
Caryocaraceae	<i>Caryocar glabrum</i> (Aubl.) Pers.	0,65	Média	E
Rubiaceae	<i>Coffea zanguebariae</i> Lour. <i>Pouteria oppositifolia</i> (Ducke)	0,65	Média	E
Sapotaceae	Baehni <i>Micropholis guyanensis</i> (A.DC.)	0,65	Média	E
Sapotaceae	Pierre	0,66	Média	E
Ochnaceae	<i>Ouratea castaneifolia</i> (DC.) Engl.	0,66	Média	E
Fabaceae	<i>Bauhinia guianensis</i> Aubl.	0,67	Média	G
Sapotaceae	<i>Pouteria trilocularis</i> Cronquist	0,67	Média	E
Fabaceae	<i>Ormosia paraensis</i> Ducke	0,67	Média	E
Vochysiaceae	<i>Qualea paraensis</i> Ducke	0,68	Média	E
Fabaceae	<i>Hymenolobium flavum</i> Klein Hoonte	0,69	Média	E
Burseraceae	<i>Protium trifoliolatum</i> Engl.	0,69	Média	E
Sapindaceae	<i>Toulicia guianensis</i> Aubl.	0,72	Média	E
Rubiaceae	<i>Chimarrhis turbinata</i> DC. <i>Tetragastris panamensis</i> (Engl.)	0,72	Média	E
Burseraceae	Kuntze	0,73	Média	E
Vochysiaceae	<i>Qualea</i> sp. <i>Pseudopiptadenia psilostachya</i> (DC.)	0,73	Média	G
Fabaceae	G.P.Lewis & M.P.Lima	0,73	Média	E
Sapotaceae	<i>Pouteria anomala</i> (Pires) T.D. Penn. <i>Zygia racemosa</i> (Ducke) Barneby &	0,74	Média	E
Fabaceae	J.W. Grimes	0,75	Alta	E
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i> L. <i>Aspidosperma araracanga</i> Marc.-	0,75	Alta	E
Apocynaceae	Ferr.	0,75	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Couepia guianensis</i> Aubl. <i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex	0,76	Alta	E
Myrtaceae	Willd.) O.Berg <i>Diplotropis purpurea</i> (Rich.)	0,76	Alta	E
Fabaceae	Amshoff <i>Aspidosperma nitidum</i> Benth. ex	0,76	Alta	E
Apocynaceae	Müll.Arg.	0,76	Alta	E
Ochnaceae	<i>Ouratea polygyna</i> Engl.	0,77	Alta	E
Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.	0,78	Alta	G
Olacaceae	<i>Minquartia guianensis</i> Aubl.	0,78	Alta	E
Anacardiaceae	<i>Astronium lecointei</i> Ducke	0,78	Alta	E
Burseraceae	<i>Protium apiculatum</i> Swart	0,78	Alta	G

Família	Espécies	Densidade da madeira (g/cm ³)	Classe de densidade	Nível
Chrysobalanaceae	<i>Licania glabriflora</i> Prance	0,78	Alta	G
Chrysobalanaceae	<i>Licania egleri</i> Prance	0,78	Alta	G
Apocynaceae	<i>Geissospermum sericeum</i> Miers	0,78	Alta	E
Burseraceae	<i>Protium</i> sp.	0,78	Alta	G
Sapotaceae	<i>Pouteria gongrijpii</i> Eyma	0,79	Alta	E
Lecythidaceae	<i>Lecythis confertiflora</i> (A.C.Sm.)	0,79	Alta	E
	S.A.Mori			
Chrysobalanaceae	<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Schult.) Kuntze	0,80	Alta	E
Fabaceae	<i>Bowdichia nitida</i> Benth.	0,80	Alta	E
Lecythidaceae	<i>Lecythis idatimon</i> Aubl.	0,81	Alta	E
Ochnaceae	<i>Lacunaria crenata</i> (Tul.) A.C.Sm.	0,81	Alta	E
Fabaceae	<i>Vouacapoua americana</i> Aubl.	0,81	Alta	E
Humiriaceae	<i>Sacoglottis guianensis</i> Benth.	0,83	Alta	E
	<i>Eschweilera coriacea</i> (DC.)			
Lecythidaceae	S.A.Mori	0,83	Alta	E
Lecythidaceae	<i>Eschweilera</i> sp.	0,83	Alta	G
Chrysobalanaceae	<i>Licania heteromorpha</i> Benth.	0,85	Alta	E
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum prieurii</i> A.DC.	0,86	Alta	E
Sapotaceae	<i>Manilkara paraensis</i> (Huber) Standl.	0,86	Alta	E
	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber			
	ex Ducke			
Sapotaceae	<i>Manilkara bidentata</i> (A.DC.)	0,87	Alta	E
	A.Chev.			
	<i>Eschweilera pedicellata</i> (Rich.)			
Lecythidaceae	S.A.Mori	0,88	Alta	E
Chrysobalanaceae	<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.	0,88	Alta	E
	<i>Eschweilera grandiflora</i> (Aubl.)			
Lecythidaceae	Sandwith	0,88	Alta	E
	<i>Licania membranacea</i> Sagot ex			
Chrysobalanaceae	Laness.	0,88	Alta	E
Euphorbiaceae	<i>Garcinia benthamiana</i> (Planch. & Triana) Pipoly	0,89	Alta	G
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella bicornis</i> Mart. & Zucc.	0,90	Alta	E
Fabaceae	<i>Swartzia brachyrachis</i> Harms	0,90	Alta	E
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith	0,90	Alta	E
Sapotaceae	<i>Manilkara huberi</i> (Ducke) Standl.	0,91	Alta	E
Ochnaceae	<i>Quiina amazonica</i> A.C.Sm.	0,92	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria guianensis</i> Aubl.	0,92	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	0,92	Alta	E
Sapotaceae	<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	0,94	Alta	E
Fabaceae	<i>Swartzia racemosa</i> Benth.	1,02	Alta	G
Fabaceae	<i>Swartzia</i> sp.	1,02	Alta	G

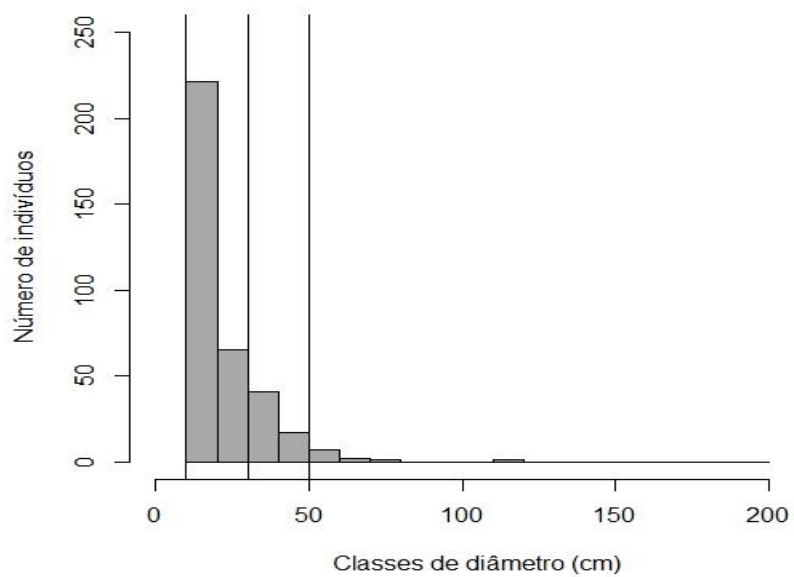
APÊNDICE C

Distribuição diamétrica dos indivíduos da área A na floresta de terra firme de Caxiuanã, Pará.



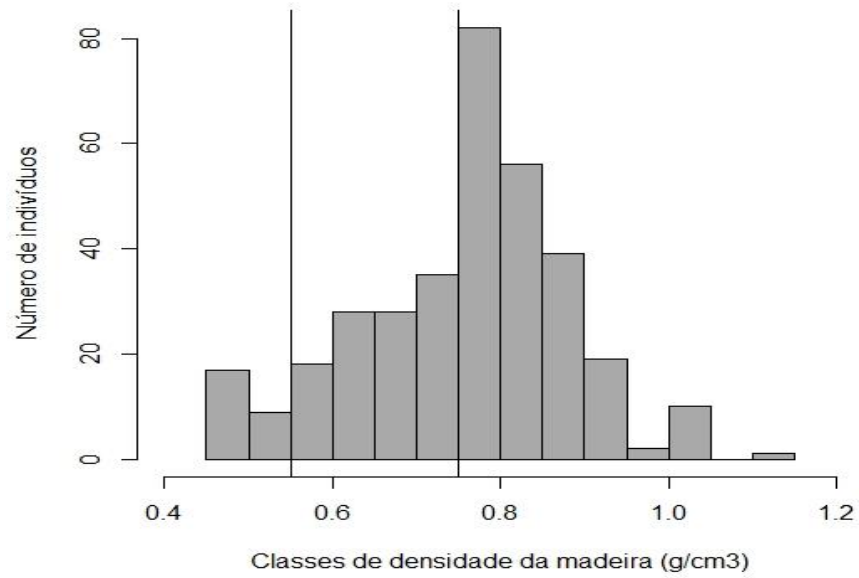
APÊNDICE D

Distribuição diamétrica dos indivíduos da área B na floresta de terra firme de Caxiuanã, Pará.



APÊNDICE E

Distribuição dos indivíduos por classe de densidade da madeira da área A na floresta de terra firme de Caxiuanã, Pará.



APÊNDICE F

Distribuição dos indivíduos por classe de densidade da madeira da área B na floresta de terra firme de Caxiuanã, Pará.

